

CUADERNOS

65

BIOLOGÍA DE LOS SISTEMAS SENSORIALES: EL TACTO



Marisa Cabeza ♦ Ángel Lozada ♦ Mario Pérez
Juan José Pérez Rivero C. y C. ♦ Gabriela del P. Romero
Lourdes Rosas ♦ Gustavo Ruiz ♦ Carlos Torner



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

Biología de los sistemas sensoriales: el tacto

Biología de los sistemas sensoriales: el tacto

Marisa Cabeza Salinas

Departamento de Sistemas Biológicos, UAM Xochimilco

Ángel Raymundo Lozada Gallegos

Departamento de Producción Agrícola y Animal, UAM Xochimilco

Mario Pérez Martínez

Departamento de Morfología, UNAM FMVZ

Juan José Pérez Rivero Cruz y Celis

Departamento de Producción Agrícola y Animal, UAM Xochimilco

Gabriela del Pilar Romero Esquiliano

Departamento de Atención a la Salud, UAM Xochimilco

Lourdes Rosas Sánchez

Departamento El Hombre y su Ambiente, UAM Xochimilco

Claudio Gustavo Ruiz Lang

Departamento de Producción Agrícola y Animal, UAM Xochimilco

Carlos Alejandro Torner Aguilar

Departamento de Atención a la Salud, UAM Xochimilco



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
Unidad Xochimilco



Casa abierta al tiempo UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

Rector General

Dr. Eduardo Abel Peñalosa Castro

Secretario General

Dr. José Antonio de los Reyes Heredia

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA-XOCHIMILCO

Rector

Dr. Fernando de León González

Secretaria

Dra. Claudia Mónica Salazar Villava

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

Directora

Mtra. María Elena Contreras Garfias

Secretario Académico

Dr. Luis Amado Ayala Pérez

Responsable del Programa Editorial

Lic. Zyanya Patricia Ruiz Chapoy

Comité Editorial

M. en C. Dorys Primavera Orea Coria

Dr. Edgar Carlos Jarillo Soto

Mtro. Felipe Mendoza Pérez

Dr. José Alfredo Arévalo Ramírez

Dr. José Arturo Granados Cosme

Dr. José Esteban Miranda Calderón

Dra. Patricia Castilla Hernández

Dr. Román Espinosa Cervantes

Biología de los sentidos sensoriales: el tacto

Primera edición: 2018

ISBN: 978-607-28-1464-6

En portada: *Mother and Child 7*, Mary Cassatt, s/a.

D.R. © UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

Unidad Xochimilco

Calzada Del Hueso 1100 Col. Villa Quietud, Del. Coyoacán

C.P. 04960, Ciudad de México, Tel.: 5483 7000 ext. 3783

Esta obra se publicó en el marco de la Convocatoria para la obtención de apoyo para publicaciones, emitida por la Rectoría de la Unidad Xochimilco en febrero de 2018.

Impreso y hecho en México

Contenido

INTRODUCCIÓN	11
CAPÍTULO 1 Aspectos generales de los sistemas sensoriales	15
CAPÍTULO 2 Estructuras anatómicas involucradas en la función sensitiva	29
CAPÍTULO 3 Aspectos histológicos de la función sensitiva de la piel	41
CAPÍTULO 4 Estesiología y sentido del tacto. Aspectos fisiológicos ..	47
CAPÍTULO 5 Diferentes enfoques para el estudio de los receptores del tacto	59
CAPÍTULO 6 Ontogenia del sistema somatosensorial	77
CAPÍTULO 7 Dermatomas	87
CAPÍTULO 8 La interpretación de las señales táctiles	113
CAPÍTULO 9 Biología celular del tacto	139
BIBLIOGRAFÍA	159
GLOSARIO	175

*El tacto es una forma de meterse
cada uno en el espacio del otro.*

JOHN BERGER

Introducción

Esta obra está dirigida a estudiantes de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud (CBS) de la Universidad Autónoma Metropolitana (UAM) y tiene como objetivo brindar un texto a los estudiantes de las diferentes carreras de esta División que les facilite la comprensión general de los órganos y sistemas sensoriales, en particular del sentido del tacto.

Con esta intención en el capítulo 1 “Aspectos generales de los sistemas sensoriales” se describen algunos conceptos básicos de los sistemas sensoriales y el sentido del tacto que permitan entender su estructura y función, dos temas que se revisarán a profundidad en capítulos posteriores. Sin embargo, para comprender la estructura de los órganos y sistemas sensoriales hay que considerar su origen y evolución, una historia que inicia con la primera célula no constreñida por una pared celular, continúa con la agrupación de estas células en colonias o conglomerados y conduce a una organización jerarquizada en órganos interdependientes y especializados hasta llegar a los actuales vertebrados, organismos sensibles capaces de movimientos y respuestas rápidas a los estímulos. Para entender la función que estos órganos cumplen se requiere situarlos en el contexto ecológico de cada especie ya que su asombrosa diversidad y especialización sólo puede explicarse al considerar el papel que desempeñan en la adecuación al medio interno y externo.

El capítulo 2 “Estructuras anatómicas implicadas en la función sensorial” se inicia con la concepción de la corteza cerebral como una estructura donde se realizan las funciones cerebrales superiores del individuo y representa aproximadamente el 40 % del peso total del cerebro, está formada por sustancia gris la cual cubre los hemisferios. Es importante concebir a la corteza cerebral como un sistema ampliamente interconectado donde existen diversos circuitos neuronales encargados de analizar, interpretar y almacenar toda la información que llega a ella permitiendo tener percepción de lo que sucede a nuestro alrededor.

En el capítulo 3 “Aspectos histológicos de la función sensorial de la piel” se explica que la piel está innervada por una amplia variedad de subtipos de neuronas sensoriales, incluyendo los nociceptores, que detectan los estímulos dolorosos; propioceptores, que transmiten la comezón; termorreceptores, que registran información de la temperatura, y mecanorreceptores de umbral bajo que codifican los estímulos mecánicos no dolorosos como el tacto.

En el capítulo 4 “Estesiología y sentido del tacto. Aspectos fisiológicos” en un primer apartado se exponen las características de los sentidos especiales. Los sistemas especiales se subdividen en los sistemas visual, olfativo, gustativo, auditivo y del equilibrio y, por otra parte, el tacto como sistema somatosensorial. Se presentan también diversas clasificaciones que se han establecido para estudiar a los diversos receptores cutáneos. También se abordan los receptores profundos que se localizan en los músculos estriados, los tendones y las cápsulas articulares y que dan al individuo propiocepción, que sirve para que éste conozca la posición de su cuerpo. Los sistemas somáticos se subdividen en sistemas del cordón dorsal o posterior y del cordón anterolateral de la médula espinal. Además, a la médula espinal llegan fibras aferentes sensoriales desde las diversas vísceras del cuerpo, estas fibras pertenecen al Sistema Nervioso Autónomo Sensorial (SNA). Los sistemas sensoriales están constituidos por receptores, una vía aferente o de conducción de potenciales de acción, o impulsos nerviosos en sentido periferia-centro, que llegan al Sistema Nervioso Central (SNC).

En el capítulo 5 “Diferentes enfoques para el estudio de los receptores del tacto” se explica que el sentido del tacto es aquel que permite a los organismos percibir cualidades de los objetos y del medio ambiente con los que hace contacto, como son: la presión, la temperatura, la aspereza o suavidad, la dureza, etc. Se considera uno de los cinco sentidos del ser humano y otros vertebrados. En la piel se encuentran diferentes clases de receptores nerviosos que se encargan de transformar los distintos tipos de estímulos del exterior en datos susceptibles para ser interpretados por el cerebro. La porción que integra el tacto en el cerebro es el lóbulo parietal.

En este apartado se describen en detalle los diferentes enfoques para el estudio de los receptores, y que son:

- Tipo de información que transmiten (modalidad, ubicación, intensidad y duración).
- Por complejidad estructural.
- Por el tipo de estímulo que detectan (fotorreceptores, mecanorreceptores, termorreceptores, osmorreceptores y quimiorreceptores).
- Por su localización: sentidos generales denominados somatosensitivos o somestésicos y sentidos especiales localizados en la cabeza que reciben inervación de los pares craneales y emplean órganos de los sentidos complejos. Los sentidos especiales son la visión, la audición, el gusto y el olfato.
- Por su velocidad de adaptación (tónicos y fásicos).

Los receptores que se describen en este capítulo son los siguientes: terminaciones nerviosas libres, discos de Merkel, receptores en folículos pilosos, corpúsculos táctiles de Meissner, bulbos terminales de Krause y corpúsculos laminares de Pacini.

En el capítulo 6 “Ontogenia del sistema somatosensorial” se explica que este sistema decodifica una amplia gama de estímulos táctiles que permiten el reconocimiento de objetos, la discriminación de texturas, la retroalimentación sensorio-motriz y el intercambio social. La formación del sistema somatosensorial desde la porción más periférica representada por los receptores sensoriales hasta las áreas subcorticales y corticales involucrada en el análisis de la información tiene distintos tiempos de desarrollo y responde a estímulos específicos, muchos de ellos todavía desconocidos.

El capítulo 7 “Dermatomas”, se describe que un dermatoma es el área cutánea (bilateral) inervada por las ramas izquierda y derecha de un nervio espinal; también se define como el área cutánea inervada por una sola raíz posterior (dorsal) y su ganglio o un segmento de la médula espinal, o como el tejido derivado de una somita que forma parte de la dermis. El dermatoma es un concepto fundamental en anatomía humana y veterinaria por su importancia en la aplicación clínica, ya que en neurología y ortopedia es un factor clave en el diagnóstico clínico de radiculopatías o en la evaluación de la severidad del daño a la médula espinal.

En el capítulo 8 “La interpretación de las señales táctiles”, se expone que el sentido del tacto es universal, puesto que todos los seres vivos emiten algún tipo de respuesta al contacto con los elementos de su entorno inmediato. Sentir lo que hay es vital para los seres vivos, y desde los organismos más primitivos se han venido desarrollando diversas estrategias sensoriales; esta necesidad adaptativa ha ido motivando la evolución sensorial para poder interactuar con el entorno de maneras cada vez más eficientes. Los seres vivos unicelulares, como las bacterias, reaccionan a las condiciones del medio en el que se encuentran, y aunque una bacteria quizá no tenga plena conciencia de lo que hay en su entorno, se ha observado experimentalmente que al detectar elementos nutritivos reacciona para acercarse y tomarlos, o si hubiera elementos nocivos reaccionaría para alejarse y protegerse de ellos.

En el capítulo 9 y último intitulado “Biología celular del tacto” se describe con detalle la captación y transformación de señales mecano-sensoriales a través de estructuras celulares muy especializadas del organismo, que regulan su intensidad.

Un ejemplo de estas estructuras especializadas son los canales iónicos excitatorios (que se conocen como TRP y Piezo), que se encuentran presentes en las neuronas espinales y en las de los ganglios dorsales, que actúan como verdaderas centrales de los estímulos mecánicos que se producen en la periferia del organismo. Estos canales modulan la respuesta a estímulos por varios mecanismos de transducción de señales celulares diferentes que también se revisan en este capítulo.

Sin embargo, y en conclusión con las referencias revisadas, en la actualidad todavía es necesario mejorar las técnicas empíricas existentes para poder entender plenamente el mecanismo de acción de los receptores del tacto. También se requiere de innovar los ensayos biológicos para poder discriminar las sensaciones táctiles en los animales de laboratorio.

Los hallazgos científicos incluidos en este capítulo ofrecen un enfoque prometedor para desenredar el complejo mecanismo del tacto, lo cual es un paso esencial para entender las rutas neurales y los mecanismos finos de transducción de señales que comprenden el desarrollo de este enigmático sentido.

Capítulo 1

ASPECTOS GENERALES DE LOS SISTEMAS SENSORIALES

Los fenómenos ecológicos de los que depende la continuidad de la vida en nuestro planeta descansan, en gran medida, en el comportamiento interdependiente de los organismos pertenecientes a las numerosas especies que componen los ecosistemas. Por lo tanto, la interpretación científica de las pautas de conducta más visibles, las de los animales superiores o vertebrados, sólo puede darse dentro de un contexto ecológico. El comportamiento de los animales se encuentra determinado por procesos que se realizan en diferentes niveles de complejidad biológica y que involucran la fisiología, la morfología, la ontogenia y la filogenia de cada organismo que participa en esa red de interacciones.

La palabra *animal* nos remite a un organismo con movilidad muscular coordinada por medio de una integración neuronal de estímulos producidos en estructuras sensoriales multicelulares y especializadas (Jacobs *et al.*, 2007). El comportamiento de búsqueda y respuesta rápida que caracteriza a los animales constituye un elemento importante en numerosos procesos y mecanismos en los que subyace su supervivencia y determina la aparición de varios fenómenos ecológicos. La mayoría de las especies presentan mecanismos fisiológicos y comportamientos adaptativos que han sido seleccionados para permitir la reproducción y permanencia del organismo en ambientes específicos cuyas características o parámetros están siendo modificados permanentemente por los organismos que los habitan. El rango de respuesta en estos ambientes cambiantes está determinado por el establecimiento de dichas adaptaciones y por un componente genético que tiene la capacidad de modificarse por medio de pequeños o grandes cambios conocidos como mutaciones y heredar estos cambios a las siguientes generaciones.

Para un animal, detectar cambios en el ambiente con rapidez y actuar en consecuencia tiene un gran valor adaptativo. Realizar alguna actividad que permita a los otros organismos percibir sus intenciones de combate o apareamiento incrementa la capacidad de sobrevivencia individual y la permanencia grupal. Finalmente, heredar las pequeñas o grandes variaciones genéticas que permiten realizar lo anterior de la mejor manera en determinadas circunstancias y mantenerlas a lo largo de la historia evolutiva de una serie de grupos relacionados entre sí (la capacidad de aprender de los primates, por ejemplo) son las estrategias evolutivas que han conducido a la aparición de nuevas formas de organización estructural y funcional. Algunas de estas “novedades evolutivas” son los procesos cognitivos superiores que determinan comportamientos complejos y que dieron lugar al lenguaje simbólico, el pensamiento y la conciencia que caracterizan a la especie humana.

Intentando un enfoque integrador que no separe a los animales de los seres humanos, Schiffman plantea que todas las formas de vida deben interactuar e intercambiar energía con su ambiente, en los organismos unicelulares no existen receptores especializados para esta función ya que su superficie externa (membrana celular) responde a la gravedad, luz, calor o presión; los organismos multicelulares, en cambio, han desarrollado células y unidades receptoras que generan actividad neural en respuesta a la estimulación. En general, los receptores sensoriales especializados ayudan al organismo a reaccionar específicamente ante formas particulares de energía de su ambiente.

A medida que aumentan las demandas funcionales surge la necesidad de una mayor sensibilidad a los estímulos y de una capacidad para realizar discriminaciones sensoriales más finas. En el curso de la evolución, a menudo esta sensibilidad se obtiene del desarrollo de mecanismos sensoriales más especializados.

Casi todo el conocimiento que el organismo obtiene del ambiente que lo rodea depende de sus sentidos y este conocimiento se basa en un patrón de fuerzas físicas que afectan directamente los receptores sensoriales. Tradicionalmente se ha hecho la distinción entre sensación y percepción. El término *sensación* se refiere a los procesos iniciales de detección y codifi-

cación de la energía ambiental, la sensación tiene que ver con el contacto inicial entre el organismo y su ambiente. El primer paso se lleva a cabo a través de unidades neurales especializadas o células receptoras que reaccionan específicamente hacia tipos particulares de energía. La sensación implica sucesos biológicos, se refiere a experiencias inmediatas, fundamentales y directas sobre las cualidades y atributos vinculados con el ambiente físico que generalmente se producen a partir de estímulos físicos simples, aislados.

El término *percepción* denomina el producto de procesos psicológicos en los que están implicados el significado, las relaciones, el contexto, la experiencia pasada y la memoria. La percepción es el resultado de la organización e integración de las sensaciones en una conciencia de los objetos y sucesos ambientales. En el humano, la conciencia total sobre la realidad externa es principalmente un producto de la sensación y la percepción, los sentidos sirven como único mecanismo de detección de la energía y la química del ambiente y es la base sobre la cual construimos y evaluamos la realidad del ambiente, o sea, nuestra realidad física se deriva de la información sensorial recogida (Schiffman, 2004).

De esta manera, hay una interrelación entre las fuerzas físicas y químicas del ambiente (materia y energía) y ciertos receptores especializados, los órganos sensoriales de los seres vivos, que las modifican o amplifican.

Es importante señalar que el término *receptor* en el sistema sensorial corresponde a una estructura visible al microscopio óptico, que funciona como un transductor, ya que los estímulos que inciden en él son transducidos o convertidos en actividad bioeléctrica en forma de potenciales, ya sean potenciales locales o potenciales de acción.

Cada receptor del organismo se ha desarrollado evolutivamente para captar distintos tipos de estímulos específicos que se conocen como estímulos adecuados. El estímulo adecuado es detectado por mecanorreceptores de bajo umbral o LTMR (*Low Threshold Mechanoreceptors*), y es aquel para el que el receptor tiene su más bajo límite o umbral (Sherwood, 2011).

La física divide los estímulos ambientales en acústicos (mecánicos o vibratorios), fóticos o electromagnéticos, mecánicos, térmicos, químicos y

eléctricos. Un estímulo se puede definir como una dimensión energética constituida por ondas electromagnéticas, frecuencias de vibración o sustancias químicas a las que responde un receptor. El estímulo posee tanto dimensiones cuantitativas como cualitativas en los órdenes espaciales y temporales. La dimensión cualitativa incluye las características del estímulo que percibimos los animales como es el tono o la intensidad del sonido, así como la intensidad y color de la luz. La dimensión cuantitativa comienza con la cantidad mínima de energía necesaria para evocar una respuesta en el receptor, además de los cambios de esta respuesta ante incrementos o decrementos en su cantidad. La dimensión temporal del estímulo está relacionada con la duración y el tiempo de aplicación del estímulo y la dimensión espacial con la localización de su emisor y receptor (Fanjul, 2013).

Algunos de estos estímulos intervienen en la comunicación a larga distancia, serían aquellos utilizados en modalidades como la audición, la visión y la quimio-recepción, pero hay otras que son efectivas en rangos más cortos, como el tacto, que utiliza estímulos que requieren un contacto físico directo entre el receptor y otro objeto sólido y puede monitorear cambios de presión y movimiento en los objetos cercanos. Esta modalidad también incluye la recepción hidrodinámica que percibe estímulos hidrodinámicos generados por un desplazamiento cohesivo de un medio fluido (aire o agua) y pueden ser detectados cuando están lo suficientemente cerca del receptor. La electro-recepción percibe campos eléctricos producidos por otros animales o la distorsión en el campo eléctrico producido por el receptor. Estas tres modalidades poseen un número de propiedades comunes e incluso tienen un ancestro evolutivo similar (Bradbury, 2011).

Los animales acuáticos como los peces y anfibios son capaces de determinar el movimiento en el agua que les rodea por medio de un sistema de mecanorreceptores. Este sistema, denominado línea lateral, se extiende a lo largo del cuerpo del animal y sus receptores detectan la orientación del animal con respecto a la gravedad, su velocidad de movimiento y los cambios acerca de las corrientes y vibraciones. La unidad sensorial básica de la línea lateral es el neuromasto. El comportamiento de los peces relacionado con este sistema sensorial incluye la evitación de objetos y predadores. Un pez al nadar genera ondas de presión en el agua, estas vibraciones

pueden ser detectadas por el sistema de la línea lateral de otros peces, pero también genera una vibración frontal que tiene una presión mayor que las laterales y es detectada por su propio sistema lateral. Cuando un pez se acerca a un objeto sólido como una roca o una pared las ondas de presión alrededor de su cuerpo se distorsionan lo suficiente para que el sistema de la línea lateral registre esos cambios y cambie la dirección.

Los neuromastos evolucionaron a partir de los ancestros de los vertebrados y persisten en los peces óseos, lampreas, tiburones y anfibios acuáticos. Las células ciliadas del oído interno del aparato vestibular de los mamíferos se consideran como derivadas de estas células ancestrales.

Muchos animales poseen estatocistos, receptores que detectan la fuerza de gravedad, se consideran los órganos de equilibrio más simples y son muy importantes en animales flotadores como los peces que no pueden obtener información de otro tipo de receptor. Un estatocisto está formado por una cámara hueca revestida por células ciliadas y contiene concreciones de diferente naturaleza, desde granos de arena hasta concreciones calcáreas como los estatolitos. Cuando el animal se mueve, los estatolitos, al ser atraídos por la fuerza de la gravedad, se mueven en la misma dirección doblando los cilios de las células y produciendo corrientes receptoras que pueden generar potenciales de acción los cuales conducen a que el animal desarrolle la conducta motora para mantener el equilibrio.

Otro grupo de mecanorreceptores son los propioceptores de los músculos, tendones y articulaciones que envían continuamente información al SNC acerca de la posición de los miembros y vísceras tanto inmóviles como en movimiento. A este sentido se le denomina cinestesia y permite que el cerebro y el cerebelo controlen la postura y el movimiento del animal (Fanjul, 2013).

Los datos sensoriales que el organismo recibe, su transmisión, procesamiento y manejo se utilizan primordialmente para mantener la adecuación a los múltiples cambios en el ambiente por medio de mecanismos y procesos fisiológicos y conductuales. Sin embargo, la conducta no varía solamente como consecuencia de los cambios ambientales externos, también depende del estado del organismo. Hay una interacción entre los estímulos

externos y los estados internos del animal, y éstos últimos pueden cambiar por diferentes razones, por ejemplo, los déficits internos o necesidades del individuo. Así funcionan, por ejemplo, los sistemas homeostáticos (Peláez *et al.*, 2002).

Los investigadores Antonio Damasio y Gil Carvalho consideran que la sobrevivencia depende, en gran medida, del mantenimiento de la fisiología del cuerpo dentro de rangos homeostáticos óptimos. Este proceso descansa en la detección rápida de cambios potencialmente deletéreos en el estado corporal y en respuestas correctivas apropiadas. Los cambios de estado corporal causan reacciones fisiológicas automáticas y experiencias mentales como son las sensaciones de hambre, sed, dolor o temor. Los cambios en el estado corporal se han situado topográficamente en el SNC (específicamente, en el tallo cerebral superior y en la corteza cerebral). Los cambios registrados en estos “mapas” neurales sirven como disparadores para ciertas respuestas fisiológicas correctivas y para la interrupción de tales respuestas una vez que se ha rectificado la desviación.

Hay indicios de que ciertos sectores recientes del sistema nervioso como la corteza cerebral contribuyen, pero no son esenciales para la aparición de las sensaciones, lo que sí ocurre con regiones más antiguas como el tallo cerebral, sugiriendo que las sensaciones no son exclusivas de los humanos y los mamíferos.

Algunos ejemplos de los procesos fisiológicos que ocurren sin la participación de la conciencia son: la regulación del ritmo cardíaco, la modulación de funciones endocrinas, el ajuste de la contracción del músculo liso, la regulación de los procesos de inmunidad, los cambios autónomos asociados con el despliegue de expresiones faciales de emociones específicas e incluso algunos aspectos de reconocimiento facial.

Las sensaciones tienen un gran valor biológico y son guías naturales del comportamiento adaptativo. A lo largo de un rango que incluye dolor y placer en sus extremos, fuerzan al organismo a atender sus condiciones diarias, también facilitan el aprendizaje de las circunstancias relacionadas con el cambio en el estado corporal, lo cual conduce a una conducta más adaptativa. En resumen, las experiencias sensibles permiten acciones co-

rectivas más flexibles y efectivas, especialmente en el comportamiento complejo.

El SNC continuamente monitoriza nuestro ambiente interior y exterior. Cambios en el ambiente interno (por ejemplo, el grado de contracción de los músculos viscerales, ritmo cardíaco, niveles de metabolitos en el medio interno) son detectados por el sistema interoceptivo; los cambios en el ambiente externo son percibidos por los sentidos exteroceptivos (olfato, gusto, tacto, audición y visión).

Estos cambios pueden disparar “programas de acción”, serie de acciones fisiológicas innatas y programadas que permiten direccionar los cambios detectados y de este modo mantener o restaurar el balance homeostático. Las acciones incluyen cambios en vísceras y medio interno (por ejemplo, alteraciones en el ritmo cardíaco, respiratorio y en secreciones hormonales), músculo estriado (expresiones faciales y marcha). Hay dos principales tipos de programas de acción: “impulsos” y “emociones”. Los impulsos están dirigidos a satisfacer necesidades instintivas básicas que incluyen hambre, sed, libido, exploración, juego, cuidado de progenie y vínculos con la pareja. Las emociones en los seres humanos, por ejemplo, incluyen disgusto, miedo, enojo, tristeza, alegría, vergüenza, desprecio, orgullo, compasión y admiración y son generalmente provocadas por la percepción o recuerdo de estímulos exteroceptivos (aunque hay excepciones, por ejemplo, el miedo provocado por estímulos interoceptivos como el dolor cardíaco o la falta de aire). En el caso del miedo, la detección exteroceptiva de una amenaza externa dispara acciones fisiológicas que incluyen un incremento en el ritmo cardíaco, la descarga de adrenalina y la contracción de músculos faciales específicos, resultando la expresión facial de temor (Damasio y Carvalho, 2013).

Además de participar en los mecanismos homeostáticos, los sistemas sensoriales detectan aquellas fuerzas físicas del ambiente percibidas como estímulos, las cuales juegan un importante papel en la comunicación entre las especies y entre los individuos de una misma especie.

Los sistemas sensoriales se dividen en sistemas sensoriales somáticos y los especiales. Los sistemas especiales se subdividen en los sistemas visual,

olfativo, gustativo, auditivo y del equilibrio, y los sistemas somáticos se subdividen en sistemas del cordón dorsal o posterior y del cordón anterolateral de la médula espinal. Además, a la médula espinal llegan fibras aferentes sensoriales desde las diversas vísceras del cuerpo que pertenecen al Sistema Nervioso Autónomo Sensorial (SNA). Los sistemas sensoriales están constituidos por receptores, una vía aferente o de conducción de potenciales de acción, o impulsos nerviosos en sentido periferia-centro, que llegan al SNC donde serán procesadas, y de éste emergen vías que se encargan de regular la entrada de las señales que proceden de los receptores sensoriales (Alcock, 2005).

Los sistemas sensoriales conforman el sector aferente del arco reflejo, ya que conectan en la médula espinal con una interneurona o neurona de asociación, y ésta a su vez conecta con el sector motor, es decir, todo acto motor es precedido por la información sensorial que motiva el movimiento a realizar.

La actividad bioeléctrica del Sistema Nervioso (SN) viaja por las membranas de las neuronas ya como potenciales locales, o como potenciales de acción; se originan por la acción de los eventos u objetos que estimulan cualquier región del cuerpo, y esta actividad bioeléctrica se puede reconocer como señales sensoriales. Los potenciales locales son aquellos que no rebasan el umbral de excitación y cuando lo rebasan, se generan los potenciales de acción que constituyen los impulsos nerviosos. Los diversos receptores sensoriales generan la actividad sensorial. Los receptores están conformados ya sea por las prolongaciones de las dendritas en la piel, o en las articulaciones, músculos u órganos internos. En el caso de los órganos de los sentidos especiales, existen células sensoriales especializadas, por ejemplo: en la retina (los conos y los bastones), las papilas gustativas en la lengua, en el oído interno, en particular en la cóclea; todas estas terminaciones transforman los estímulos en potenciales locales que pueden llegar a convertirse en potenciales de acción, y que viajan desde la terminación nerviosa a lo largo de la membrana de la neurona hasta alcanzar la médula espinal (Sherwood, 2011).

Las modalidades o modos sensoriales se refieren al tipo de receptor sensorial utilizado para recibir el estímulo físico, también llamado señal, en el área de conocimiento que estudia la comunicación animal, los modos pri-

marios son: el visual, auditivo, táctil y olfatorio (gusto y olfato). Cada modo presenta oportunidades y limitaciones dependiendo de los diferentes ambientes, de tal manera que las señales pueden ser mejor transmitidas en determinados medios y no en otros; por ejemplo, el sonido viaja rápido sobre largas distancias y sortea obstáculos mientras que las señales táctiles pueden ser marcadamente eficientes en ambientes con poca luz y sin corrientes de aire, con ruido o cuando las vocalizaciones pueden atraer a un predador (Breed y Moore, 2012).

El tacto (también llamado recepción táctil) es probablemente la más ubicua de las modalidades sensorias. El sentido del tacto está formado por millones de células sensitivas. Sus receptores están constituidos por dendritas. El sentido del tacto se relaciona con los receptores de las sensaciones generales, también llamados somatosensitivos o somestésicos, y tienen una amplia distribución tanto en la piel como en los músculos, los tendones y las cápsulas articulares. Casi todos los organismos tienen algún mecanismo para detectar el contacto entre ellos y otros objetos. Esto es necesario para evitar obstáculos durante la locomoción, para la captura y la manipulación del alimento y para coordinar el acceso y la ocupación de un refugio.

El tacto también puede tener un papel clave durante la interacción social entre animales. Mientras que las fases tempranas de los conflictos en animales son mediadas con despliegues visuales, auditivos, olfativos o eléctricos, el tacto es un componente común de estados más avanzados del cortejo o del comportamiento agonístico. En el apareamiento hay un incremento en el uso del contacto como intensificación de la interacción. Los despliegues iniciales descansan en modalidades a distancia debido a que uno o ambos sexos pueden recelar de una aproximación cercana. En estados intermedios, el individuo de un sexo (usualmente el macho) acariciará, frotará suavemente o restregará al otro. Además de la estimulación táctil esto da una oportunidad para valorar las señales químicas de la pareja potencial o para aplicar señales químicas adicionales. Las hembras también pueden usar señales táctiles en las etapas tempranas del cortejo. Los sensores del tacto usualmente establecen roles claves en la colocación de la pareja y la coordinación durante el apareamiento.

El tacto es ampliamente usado para la integración social. Quizás el comportamiento integrativo más extendido es el acicalamiento de un animal por otro. Como muchas actividades que involucran al tacto, este comportamiento tiene múltiples funciones: para desparasitarse, para reafirmar el lazo de unión o de dominancia relativa y también ofrece claves olfativas. Este comportamiento es común en los insectos sociales y en las aves, casi todos los mamíferos terrestres lo presentan en el cuidado de sus crías. El contacto físico prolongado es otro mecanismo de integración social que involucra al tacto y sirve para intercambiar señales olfativas y táctiles, también ayuda con el intercambio de calor. Los animales marinos coloniales como los corales, las hidras, moluscos, las larvas de algunos insectos presentan esta conducta, así como ciertas serpientes y lagartos que hibernan juntos (Bradbury, 2011).

Como se ha establecido aquí, los sistemas sensoriales han sido fundamentales para el desarrollo y la continuidad de la vida, determinar su origen y posterior evolución hacia sistemas cada vez más complejos presenta problemas como el planteado por el investigador Gabor Miklas hace algunas décadas: conocemos la ocurrencia de determinados procesos evolutivos que han modificado el sistema nervioso, pero lo importante sería establecer cómo pudieron producirse, es decir, las consecuencias de la variación y la acción de la selección natural en las poblaciones a nivel molecular, celular, neuronal y de organismo.

Entre los diferentes caminos experimentales para conseguirlo, el primero y más general es el estudio a fondo de cada organismo en el espectro filogenético que incluya un análisis de sus complejidades ontogenéticas, morfológicas, neurales y conductuales. Los datos obtenidos por estudios sobre el genoma y el proteoma ofrecen una mirada a la diversidad molecular que representan los productos finales evolutivos de millones de años de variación, selección natural y accidentes históricos. Y muchas veces estos datos se han interpretado dentro de una visión esencialmente lineal, mecánica y reduccionista en la cual el cerebro de muchos animales, particularmente los invertebrados, son considerados como máquinas con tarjetas de circuitos, interruptores moleculares y ruedas dentadas que analizan, almacenan y procesan información para responder al ambiente.

No se considera la variación natural, la epigénesis, las propiedades emergentes, los niveles de organización. Es evidente que hasta el más simple sistema nervioso de un insecto experimenta cambios neuroanatómicos como resultado de la experiencia.

Reconocer los bloques de construcción biológicos, sus propiedades y sus interacciones durante la embriogénesis conduce naturalmente al problema de la evolución de la complejidad cerebral. Hay una extendida creencia que mientras más genes, más tipos celulares, neuronas, sinapsis, células gliales, arborizaciones axonales y dendríticas presenta una especie, mayor complejidad morfológica y conductual tendrá, pero ahora se considera que hay una menor relación entre el número de genes, los componentes neurales y las características morfológicas o conductuales en un organismo de la que se creía (Gabor, 1998). Muchas otras características del sistema nervioso como las redes sinápticas, densidad neuronal o facilitación de neurotransmisores podría ser igual o más importante que el tamaño del cerebro para resolver el problema común de procesamiento flexible y almacenamiento de información (Lefebvre *et al.*, 2007).

La comparación entre el ratón y el pulpo es un ejemplo del problema del desarrollo y evolución de la complejidad biológica y de la coevolución del cerebro y los sistemas sensoriales. Un pulpo adulto tiene un cerebro multilobulado, ricamente interconectado con aproximadamente 150 millones de neuronas y 370 millones adicionales organizadas en ganglios en las bases de sus brazos, éstos pueden acortarse, alargarse, girar y doblarse en cualquier punto y en cualquier dirección lo cual le permite al organismo construir un refugio y manipular objetos. El ratón tiene también un cerebro muy interconectado, con aproximadamente cuatro millones de neuronas (menos que el número en la base de un solo brazo del pulpo). Este organismo ha evolucionado una neuroanatomía y desarrollado atributos conductuales totalmente diferentes al pulpo, parecen ser dos polos opuestos en niveles biológicos, pero no es posible determinar objetivamente cuál de ellos es más complejo.

Una salamandra miniatura tiene menos neuronas que una abeja obrera y sus características son muy diferentes pero su aparente simplicidad neuroanatómica no se relaciona con su complejidad conductual. En insectos,

el cerebro diminuto de una avispa parásita contiene menos de 5000 neuronas y su cabeza mide 30 μ , como el diámetro de ciertas células humanas, pero estas avispas tienen un ciclo de vida igual de complejo que otras avispas más grandes (Gabor, 1998).

El simple número de genes parece ser también un indicador deficiente del sofisticado uso de estos genes, ya que los procesos de empalme y regulación genética son generalmente más elaborados en mamíferos que en insectos y estas diferencias podrían explicar la ejecución de programas moleculares más complejos en animales superiores.

Los números a nivel genoma no están correlacionados con la complejidad morfológica aparente. En vertebrados, la diferencia en el número de genes entre los peces óseos (como la sardina o el salmón) y los humanos es aproximadamente de 40,000 genes, aunque la morfología y conducta sea extremadamente diversas: peces electro-receptores, serpientes con visión infrarroja, murciélagos con ecolocación y humanos con habilidades matemáticas. Esto indica que la variación en morfogénesis y evolución del sistema nervioso desde la aparición de los peces óseos hasta los humanos ha ocurrido en presencia de un número de genes casi constante.

Al parecer no existe una relación simple entre los genes y el número de neuronas y la aparente complejidad morfológica y conductual, así que estos números no se pueden utilizar en un sentido predictivo para entender las complejidades conductuales de organismos de diferentes linajes evolutivos.

Una transición de formas unicelulares a multicelulares se puede ver en el registro fósil de hace 530 millones de años y está marcada por los restos de un heterogéneo grupo de fósiles con concha, antes de los cuales no hay evidencia de organismos con sistemas nerviosos complejos. Poco menos de 5 millones de años después aparecieron organismos como los trilobites y otros animales predadores con ojos compuestos y variados sistemas químicos, mecánicos y propioceptores. El registro indica que sofisticados sistemas neuromusculares y sensoriales fueron ensamblados en un periodo notablemente corto. En el caso de los vertebrados, la evolución del cerebro y de los sistemas sensoriales también fue rápida ya que ojos, oídos y sistemas de la línea lateral estaban en pleno funcionamiento hace 480 millones

de años. La neuroanatomía de estos vertebrados tempranos es muy similar estructuralmente a la de las lampreas actuales y a los vertebrados en general. Estos datos indican la rapidez con la cual los sistemas biológicos se han sometido a transiciones evolutivas (Gabor, 1998).

¿Qué grupo presenta el primer órgano sensorial? Los linajes actuales con órganos de los sentidos especializados son los grupos llamados Cnidaria (que incluye a las medusas, anémonas, corales) y Ctenophora (medusas gelatinosas) y se podría creer que la evolución de los genes involucrados con el desarrollo de los órganos sensoriales coincidiría con la evolución de los linajes, pero los genes reguladores involucrados en el desarrollo de estos órganos están presentes en las esponjas (*phylum* Porifera) y son genes considerados esenciales para la función sináptica.

Las células, y por tanto los organismos unicelulares, generalmente tienen la capacidad de conocer aspectos de su ambiente circundante, sin embargo, los organismos multicelulares afrontan la exposición diferencial de sus células en ambientes internos y externos y pueden tener células con funciones sensoriales especializadas. Las estructuras sensoriales que forman parte de la epidermis se encuentran en todos los animales desde los cnidarios en adelante. En algunos grupos bilaterales como los platelmintos (gusanos planos) y nemertinos (gusanos no segmentados) las estructuras sensoriales consisten en neuronas sensoriales “desnudas” (sin un recubrimiento de mielina) cuyas dendritas están formadas por un cilio modificado. Los cuerpos celulares de las neuronas sensorias se encuentran frecuentemente hundidos por debajo del nivel de la epidermis o incluso pueden residir dentro del SNC. A partir de estas neuronas se derivan las *sensilla* (singular: *sensillum*) y los órganos sensoriales.

El *sensillum*, en artrópodos y algunos otros invertebrados, es un receptor sensorial simple que consiste en una sola célula modificada o un pequeño grupo de células de la cutícula o epidermis. Las *sensilla* consisten en neuronas individuales sensoriales o pequeñas formaciones de neuronas sensorias integradas con células especializadas no neuronales con una función sensorial particular como recepción de la luz, mecano- recepción (auditivo, táctil) y quimio-recepción (gusto, olfato).

Los órganos sensoriales son grandes grupos de neuronas sensoriales y células no neuronales que forman estructuras macroscópicas. En algunos casos, como los ojos compuestos y los órganos auditivos de los artrópodos, las formaciones de *sensilla* contiguas están integradas dentro de grandes y complejos órganos sensoriales. De esta manera, los órganos sensoriales ya existen en los Cnidarios en forma de ojos (ocelos) y estatocistos (Jacobs *et al.*, 2007).

Como se ha visto en este capítulo, los órganos y sistemas sensoriales presentan estructuras especializadas cuyo origen puede remontarse a la aparición de la primera célula y ha conducido, a través de la filogenia de los vertebrados, a la aparición de la conciencia, las emociones y la capacidad cognitiva que caracterizan a los seres humanos. Realizan asimismo funciones que abarcan desde la detección de fuerzas y estímulos físicos del entorno que le permitirán una adaptación exitosa a los cambios ambientales hasta comportamientos ligados a interacciones sociales como la búsqueda de pareja, la competencia y la predación. Estas funciones deben ser entendidas en el contexto ecológico considerando la historia evolutiva de cada especie, dado que su papel es vital para su reproducción y supervivencia.

Capítulo 2

ESTRUCTURAS ANATÓMICAS INVOLUCRADAS EN LA FUNCIÓN SENSITIVA

Introducción

Se llama anatomía a la ciencia que se encarga del estudio de la estructura de los seres vivos, para entender su importancia y la relación que tiene con la fisiología del tacto, las estructuras anatómicas se encuentran interconectadas de manera compleja para poder participar en procesos muy complejos, que inician con la activación de un receptor periférico (el que quieran), generando un estímulo el cual se dirige de manera codificada en forma de impulsos eléctricos (potenciales de acción) hacia el tálamo, quien puede realizar un filtrado de la información, de tal manera que en un estado muy temprano del procesamiento existe una selección de la información que permite jerarquizar la importancia del estímulo recibido, así el sistema trabaja desde el principio de una forma eficaz, evitando saturaciones de información innecesarias permitiendo, a las diversas regiones de la corteza cerebral, emitir una respuesta acorde al estímulo recibido (Cudeiro-Mazaira y Rivadulla-Fernández, 2002).

2.1 Estructuras anatómicas implicadas en la función sensorial

Para realizar la descripción de las estructuras anatómicas implicadas se decidió partir de la estructura más distal hacia la más proximal (terminaciones nerviosas). Hay que tomar en cuenta que en este capítulo no se toca la anatomía de los receptores, quienes serán abordados a detalle en un capítulo dedicado a ellos.

Tálamo

Es el principal centro que relaciona a la médula espinal y el cerebro, se origina en el diencéfalo. Se halla en el centro del cerebro por encima del hipotálamo y se encuentra separado de éste por el surco hipotalámico de Monroe. Contiene núcleos que funcionan como áreas de relevo para la mayoría de los impulsos sensoriales que van en dirección hacia la corteza cerebral.

Está formado por dos zonas ovoides de sustancia gris ubicadas a ambos lados del tercer ventrículo, del cual forma las paredes laterales, en la región más dorsal y posterior, de manera regular se encuentra conectado al tálamo opuesto por una banda de sustancia gris denominada conexión intertalámica. Por su parte, el extremo anterior forma la parte posterior del agujero interventricular, mientras que el extremo posterior se expande para formar el pulvinar, la superficie inferior se continúa con el primer segmento del diencéfalo (Senell, 2006).

El tálamo se encuentra cubierto en su superficie superior por una fina capa de sustancia blanca conocida como estrato zonal y sobre la superficie lateral por la lámina medular externa. Por su parte, la lámina medular interna está formada por fibras nerviosas que pasan desde un núcleo talámico al otro, ésta se encuentra localizada en la parte anterosuperior del tálamo, se divide de tal modo que forma una especie de “Y” dividiendo en tres partes (anterior, medial y lateral), cada una de éstas contiene un grupo de núcleos talámicos (Senell, 2006).

La parte anterior contiene a los núcleos talámicos anteriores, reciben al tracto mamilotalámico desde los núcleos mamilares y algunas conexiones del cíngulo y el hipotálamo, su función está asociada al sistema límbico, vinculada con el tono emocional y la memoria reciente.

La parte medial contiene al núcleo dorso medial, el cual tiene conexiones bidireccionales con la corteza prefrontal del lóbulo frontal del hemisferio cerebral, los núcleos hipotalámicos y los otros núcleos talámicos. Esta parte tiene dentro de sus funciones la integración de una gran cantidad de información sensitiva, somática, visceral, olfatoria y su relación con las sensaciones emocionales (Senell, 2006).

La parte lateral tiene divididos a los núcleos en una hilera dorsal y una ventral. La *hilera dorsal* incluye al núcleo dorsal lateral, el núcleo posterior lateral y al pulvinar, los que se encuentran conectados con otros núcleos talámicos, el lóbulo parietal, la circunvolución, el cíngulo, y los lóbulos occipital y temporal. Por su parte, la *hilera ventral* contiene los siguientes núcleos en orden craneocaudal: núcleo ventral anterior, conectado con la formación reticular, la sustancia negra, el cuerpo estriado, las áreas motoras de la corteza frontal.

Núcleo ventral lateral, con conexiones similares al anterior, adicionando aferencias de importancia al cerebelo. Sus proyecciones se dirigen a las áreas motora y premotora de la corteza cerebral.

Núcleo ventral posterior se encuentra dividido en el núcleo ventroposteromedial, el cual recibe vías trigeminales y gustativas ascendentes, y el núcleo ventroposterolateral que recibe los tractos sensitivos ascendentes importantes, los lemniscos medial y espinal.

Proyecciones talamocorticales desde estos núcleos importantes tienen trayectos en dirección al brazo posterior de la cápsula interna y la corona radiada hasta las arcas somatoestésicas primarias de la corteza cerebral en la circunvolución poscentral (Senell, 2006).

Corteza cerebral

La corteza cerebral es la estructura donde se realizan las funciones cerebrales superiores del individuo y representa aproximadamente el 40 % del peso total del cerebro, está formada por sustancia gris la cual cubre los hemisferios.

Es importante concebir a la corteza cerebral como un sistema ampliamente interconectado donde existen diversos circuitos neuronales encargados de analizar, interpretar y almacenar toda la información que a ella llega para tener la percepción de lo que sucede a nuestro alrededor (Pimenta, 2004).

A partir de los mapas citoarquitectónicos de la corteza cerebral –elaborados por Brodmann, en los cuales describió 52 áreas–, se ha podido tener

referencias estructurales para realizar comparaciones evolutivas, estudios de interconexión, de neuroquímica y de funcionalidad (Pimienta, 2004).

Es así que la corteza somatosensorial primaria –conocida también como área somestésica– incluye la circunvolución poscentral y su extensión medial en el lóbulo paracentral correspondientes a las Áreas de Brodmann (AB) 1, 2 y 3. Recibe las proyecciones del núcleo ventral posterolateral del tálamo, las cuales están ordenadas como un mapa somatotópico, es decir, el **homúnculo sensorial**, el cual “es una pintoresca representación artística de la correspondencia entre las diferentes partes de la superficie del cuerpo y la superficie del cerebro, la cual refleja nuestra capacidad de discriminación sensorial y la importancia motriz de cada parte de nuestro cuerpo, siendo más grande para la cara, la lengua y la mano”, ésta tiene la cabeza representada en la región ventral cerca de la cisura lateral, luego el miembro superior, el tronco y el miembro inferior hacia el lobulillo paracentral (Figura 2.1).

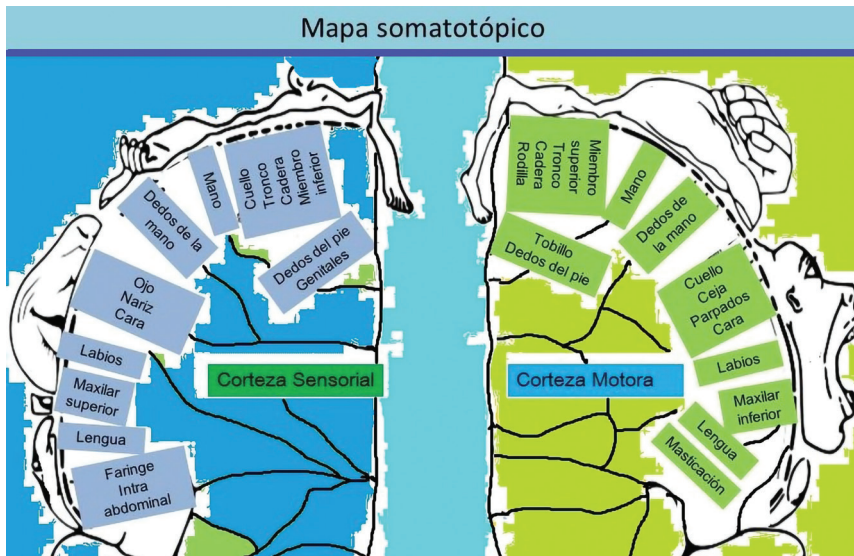


Figura 2.1. Representación del mapa somatotópico “homúnculo sensorial”.

Recibe las sensaciones táctiles, articulares y musculares del lado contralateral del cuerpo. Cuando es estimulada provoca comezón, entumecimiento y movimientos sin producir desplazamiento real.

Por su parte, el área sensitiva secundaria se localiza en el extremo inferior de la circunvolución poscentral, también está organizada de manera somatotópica respecto a las modalidades de tacto, sentido de posición, presión y dolor.

La información somatosensorial es procesada luego en áreas de asociación del lobulillo parietal superior correspondientes a las AB 5 y 7 y el giro supramarginal correspondiente al AB 40. En estos niveles se produce la integración de la información, lo que permite la percepción de la forma, textura, tamaño, y la identificación de un objeto al tocarlo con las manos.

Estas áreas tienen abundantes y desarrolladas conexiones recíprocas con el pulvinar, que es el mayor núcleo del tálamo, ocupa un tercio del volumen del tálamo humano; tiene conexiones sinápticas recíprocas con regiones límbicas, occipitales, temporales, parietales e incluso frontales, esto lo capacita para un procesamiento sensorial elevado y complejo de las señales visuales, auditivas y somático sensoriales (Shipp, 2003).

Médula Espinal (ME)

La ME es parte del SNC, se extiende desde el agujero magno hasta aproximadamente el nivel del disco entre las vértebras lumbares I y II (LI y LII) en el humano adulto, aunque puede terminar tan alta como en el nivel de la vértebra torácica XII (TXII) o tan baja como al nivel de LIII-LIV.

La ME no tiene un diámetro constante, en toda su longitud, presenta dos ensanchamientos, los cuales se asocian con el origen de los nervios espinales entre Cervical 5 (C5) y T1, los cuales se encargan de inervar los miembros torácicos. El otro ensanchamiento a nivel de L1 y Sacro 3 (S3) que son los que inervan los miembros pélvicos.

La superficie interna de la ME está marcada por varias fisuras y surcos los cuales son:

- La Fisura Media Anterior. Se extiende a lo largo de la superficie ventral.
- El Surco Medio Posterior (dorsal). Se extiende a lo largo de la superficie posterior.
- El Surco Posterolateral, en cada lado de la superficie posterior, determina donde las raicillas posteriores (dorsales) de los nervios espinales salen de la ME.

Internamente la ME tiene un pequeño conducto central, rodeado por sustancia gris y blanca llamado epéndimo. La sustancia gris es rica en cuerpos neuronales, los cuales forman columnas a lo largo de la ME y, en sección transversal, estas columnas tienen una apariencia característica en forma de “H”, en la región central de la ME.

En tanto, la sustancia blanca rodea la sustancia gris y es rica en procesos neuronales que forman haces grandes o tractos que ascienden y descienden hasta otros niveles espinales o transportan señales desde o hacia el encéfalo (Figura 2.2).

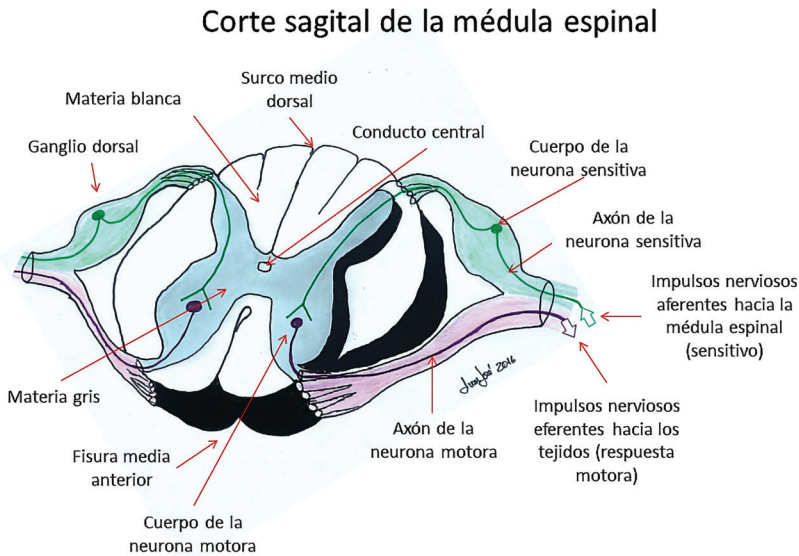


Figura 2.2. Corte sagital de la médula espinal.

2.2 Aporte vascular a la Médula Espinal

Este aporte arterial proviene de dos vías:

1. Vasos orientados en sentido longitudinal, cuyo origen es por encima de la parte cervical de la ME los cuales descienden por la misma.
2. Arterias nutricias que penetran en el conducto vertebral a través de los agujeros intervertebrales de cada nivel cervical, torácico, lumbar y sacro, a éstos se les denomina arterias espinales segmentarias. Estos vasos sanguíneos tienen orígenes diversos a partir de arterias cervicales profundas del cuello, arterias intercostales posteriores en el tórax y de las arterias lumbares en el abdomen (Drake *et al.*, 2010).

Trayectos vasculares: Después de entrar por los forámenes intervertebrales, las arterias espinales segmentarias dan lugar a las arterias radicales anteriores y posteriores, las cuales siguen y nutren a las raíces anteriores y posteriores. En varios niveles, estas arterias medulares segmentarias se anastomosan con una o dos arterias espinales anteriores a las cuales refuerzan (Drake *et al.*, 2010).

2.3 Nervios espinales o raquídeos

Están formados por la unión de la raíz eferente (anterior) la cual tiene actividad motora y las raíces posteriores o aferentes las cuales son del tipo sensitivo en cada nivel medular.

Aquí es preciso mencionar que la raíz eferente contiene fibras motoras somáticas generales (motoneuronas), las cuales proceden del asta anterior de la ME, las cuales inervan a los músculos esqueléticos del tronco, el cuello y las extremidades. También contiene fibras motoras viscerales generales (preganglionares) procedentes del asta lateral de la ME (Borobia, 2012).

Por su parte, las raíces eferentes de los nervios raquídeos torácicos y de los primeros nervios a nivel lumbar (L) conducen fibras simpáticas preganglionares y las de los nervios sacros (S) II a IV conducen fibras parasimpáticas preganglionares (Borobia, 2012).

La raíz posterior (dorsal) de los nervios raquídeos contiene las prolongaciones de las neuronas mono polares, las cuales participan en la actividad muscular (fibras sensitivas somáticas generales propioceptivas), también puede contener fibras sensitivas somáticas generales exteroceptivas, las cuales llevan la información sensorial del exterior hacia el interior para ser interpretada por el SNC (Borobia, 2012).

Hay que destacar que una particularidad anatómica a este nivel es que el cuerpo de estas neuronas mono polares forma una dilatación con características ovoides en la parte lateral de la raíz posterior (posterior), la cual se conoce como ganglio espinal o raquídeo (Borobia, 2012).

Tractos ascendentes de la Médula Espinal

Cuando ingresan a la ME, las fibras nerviosas sensitivas, las cuales tienen diferentes características morfológicas y fisiológicas, éstas se ordenan en grupos conocidos como tractos nerviosos en la sustancia blanca, algunas de estas fibras nerviosas sirven para vincular diferentes segmentos de la ME, mientras que otras avanzan a través de ella hasta los centros superiores y así enlazan a la ME con el encéfalo. Estas fibras nerviosas se encargan de conducir información sensitiva que puede ser o no consciente y se les denomina en su conjunto tractos ascendentes.

La información que se genera en las terminaciones nerviosas sensitivas periféricas es conducida por vía aferente a través del sistema nervioso por una serie de neuronas:

- La primera de ellas es conocida como neurona de primer orden, la cual tiene su cuerpo celular en el ganglio de la raíz posterior (dorsal) del nervio espinal. Es aquí donde una dendrita conocida como raíz periférica se conecta a la terminación receptora periférica sensitiva, al mismo tiempo que una prolongación central (axón) entra en la ME, a través de la raíz posterior (dorsal) para unirse mediante sinapsis con una neurona de segundo orden.
- La neurona de segundo orden da origen a un axón que cruza hacia el lado opuesto y asciende hasta un nivel superior del SNC, donde hace sinapsis con una neurona de tercer orden (Figura 2.3).

- La neurona de tercer orden, por lo general, se encuentra localizada en el tálamo y sus fibras se proyectan hacia una región sensitiva de la corteza cerebral.

Esta disposición secuencial de las tres neuronas es la forma más común que se presenta, sin embargo, algunas vías aferentes pueden ser modificadas y estar formadas por un mayor o menor número de neuronas.

Muchas de las neuronas participantes en la vía ascendente se pueden ramificar y participar en la conducción de los impulsos nerviosos aferentes hacia la formación reticular, lo que contribuye a la activación y vigilia de la corteza cerebral, por su parte, otras fibras nerviosas hacen sinapsis con neuronas motoras, lo que las hace participar en la actividad muscular refleja (Guyton y Hall, 2011; Senell, 2006).

La información sensitiva que llevan estos tractos es de tipo propioceptiva, como lo es la respuesta a estímulos internos relacionados con el control consciente o inconsciente del tono muscular. Adicionalmente, proporcionan información referente a la exterocepción, relacionadas con las respuestas a estímulos dolorosos, térmicos y táctiles. Para terminar proporcionan respuestas a estímulos provenientes de las vísceras mediante la intercepción.

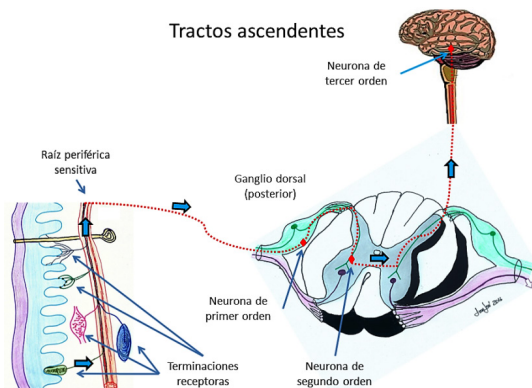


Figura 2.3. Tractos ascendentes. Se muestra la trayectoria de los tractos ascendentes a partir de las terminaciones receptoras cutáneas (flechas gruesas azules).

Ganglios autónomos

Los ganglios autónomos están localizados en los trocos simpáticos en los plexos autónomos paravertebrales (por ejemplo, el plexo celiaco) y como ganglios en los órganos internos. Están rodeados por tejido conectivo que se prolonga a través del epineuro y el perineuro del nervio periférico. Están formados por neuronas multipolares, sus axones establecen sinapsis con los axones mielínicos de las neuronas preganglionares (Senell, 2006).

Las neuronas preganglionares del sistema parasimpático tienen su cuerpo en los núcleos del tronco encefálico o en la columna lateral de la médula espinal sacra por lo que se les ha denominado división craneosacra. En la porción craneal, las neuronas preganglionares se sitúan en los núcleos eferentes viscerales, de donde distribuyen sus fibras de manera periférica a través de los nervios craneales hasta ganglios terminales, cercanos a los órganos efectores de donde surgen cortas fibras posganglionares que dan inervación a las vísceras de la cabeza y el cuello, la cavidad torácica y muchas de la cavidad abdominal. Por otra parte, las neuronas preganglionares localizadas entre los segmentos S II y S IV envían sus fibras por las raíces anteriores para formar los nervios pélvicos y finalizan en ganglios terminales del plexo pélvico que inervan al colon descendente y los órganos urogenitales. Es importante mencionar que los ganglios terminales parasimpáticos están formados por pequeñas agrupaciones neuronales, situadas en las paredes de las vísceras, donde forman sinapsis las fibras preganglionares (Navarro, 2002).

Nervios periféricos

Están formados por haces de fibras nerviosas, las cuales en su trayecto se pueden dividir para unirse con nervios periféricos vecinos y de esta manera formar un plexo nervioso. En su salida por los distintos segmentos de la ME forman los plexos cervical, braquial, lumbar y sacro lo que permite que las fibras nerviosas de estos segmentos se distribuyan de manera eficiente para acceder a los miembros tanto anteriores (torácicos en los animales) como inferiores (pélvicos en los animales).

De manera análoga, cuando los nervios cutáneos se acercan a su localización final, éstos forman plexos para permitir la correcta organización de las fibras nerviosas antes de que éstas alcancen sus terminaciones receptoras finales (Senell, 2006).

2.4 Neuronas sensoriales involucradas en estímulos de umbral bajo (LTMR)

Los LTMR son un grupo heterogéneo de neuronas sensoriales. Sólo en el sistema gustativo existen receptores sensoriales de distintas características que pueden detectar sabores tan variados como lo dulce, lo amargo, lo salado, lo agrio, lo picante, etcétera.

Los LTMR se dividen dependiendo de sus características sensitivas, velocidad de conducción y de su capacidad de adaptación al estímulo mecánico.

Dentro de los principales ejemplo se tienen descritos que las neuronas tipo A β SA1-LTMR inervan los corpúsculos de Merkel localizados en la parte basal de la epidermis, por su parte, las neuronas A β SA2-LTMR se piensa que terminan en los corpúsculos de Ruffini localizados en la dermis y se encuentran involucradas en estímulos relacionados al estiramiento de la piel (ligero pellizco). Otras neuronas son las A β RA1-LTMR, las cuales inervan a los corpúsculos de Meissner en las pailas dérmicas, éstos son sensitivos a los movimientos a lo largo de la piel (sobar), en tanto las A β RA2-LTMR terminan en los corpúsculos de Pacini localizados en la parte profunda de la dermis y son sensibles a las vibraciones (Zimmerman *et al.*, 2014).

En el siguiente capítulo se abordarán los aspectos fisiológicos de la función sensitiva de la piel.

Capítulo 3

ASPECTOS HISTOLÓGICOS DE LA FUNCIÓN SENSITIVA DE LA PIEL

Presentación

La histofisiología es una disciplina científica que es fundamental en la formación de los recursos humanos en el área de las ciencias biológicas y médicas. Al paso de la historia de la humanidad sus aportaciones han sido pieza clave para la comprensión de procesos tisulares y celulares que regulan el funcionamiento de los organismos en sus distintos niveles de complejidad biológica. Por otra parte, el avance actual de la biología molecular ha permitido profundizar en la comprensión de la manera en que se integran los distintos aparatos y sistemas. La piel, como el órgano más grande del cuerpo, está expuesto permanentemente a la acción de un sin número de estímulos ambientales externos y de naturaleza endógena. En lo referente a la función sensitiva y protectora de la piel podemos encontrar en la literatura científica actual que se ha logrado un avance espectacular en el conocimiento de la estructura y distribución de los receptores (capítulo 5) de la piel que detectan los cambios que ocurren en el exterior y sobre cómo responde el organismo ante dichos estímulos ambientales.

El presente capítulo tiene como propósito abordar aspectos generales sobre la organización y distribución microanatómica de los receptores y las terminaciones nerviosas de la piel. También se hace una breve mención sobre la importancia que tienen los mastocitos o células cebadas, como células del tejido conectivo, en la respuesta inflamatoria de la piel. En vista de la amplitud y complejidad del tema, se recomienda a los lectores que requieran un conocimiento de mayor profundidad en este tópico, la consulta de artículos científicos publicados en revistas especializadas sobre la biología de la piel.

3.1 Estructura de la piel

La piel constituye un órgano extenso que recubre la superficie externa del organismo animal, por lo que constituye la primera barrera entre el medio interno y externo, además de ser un órgano sumamente sensitivo. Este órgano está expuesto a diversos estímulos de origen exógeno y endógeno. En su función sensitiva participan terminaciones aferentes.

La piel está inervada por una amplia variedad de subtipos de neuronas sensoriales, incluyendo los nociceptores, que detectan los estímulos dolorosos; propioceptores, que transmiten la comezón; termorreceptores, que registran información de la temperatura, y mecanorreceptores de umbral bajo que codifican los estímulos mecánicos no dolorosos como el tacto (Zimmerman *et al.*, 2014).

Histológicamente, la piel está constituida por una capa superficial epitelial denominada epidermis y una capa subyacente de tejido conjuntivo denominada dermis. En la dermis se distingue una zona papilar que está en estrecho contacto con la epidermis a través de la membrana basal, recibe este nombre debido a que se amolda a su contorno por medio de papilas. Las papilas dérmicas son proyecciones en forma de dedos que se extienden hacia la epidermis, por lo que aumentan la superficie de contacto con ésta debido a que es una región sometida a cargas mecánicas, como es el caso de algunas especies (carnívoros y equinos) que presentan los llamados cojinetes plantares. Estas papilas presentan receptores sensitivos (Banks, 1996). En la dermis, también se localizan diversos tipos celulares que en su mayoría son fibroblastos que se sintetizan a la matriz extracelular, además se encuentran células como los mastocitos, macrófagos, linfocitos y plasmocitos, entre muchos otros.

Existen redes de terminaciones nerviosas libres en la dermis que rodean a los folículos pilosos y se fijan a sus vainas radiculares, lo que las hace sensibles al movimiento del pelo y funcionan como mecanorreceptores. Esta organización tisular permite que los receptores que rodean a los pelos táctiles tengan alto grado de especialización. Este es el caso de los bigotes de especies de mamíferos en donde tienen una relación específica a nivel de la corteza cerebral (Ross y Pawlina, 2012). Los bigotes en los animales son

receptores pasivos y activos de información, un caballo puede saber la dirección del viento suave, basado en la pequeña presión que éste ejerce sobre sus bigotes.

Por debajo de la dermis se encuentra la hipodermis que está compuesta de tejido conectivo laxo que une a la piel a tejidos más profundos y le permite movimiento. Cuando esta región está infiltrada de adipocitos se denomina panículo adiposo, estructura que es típica de los cojinetes plantares y proporciona amortiguación mecánica, que a su vez favorece el retorno venoso (Banks, 1996).

3.2 Los mastocitos en la piel

La piel está equipada con una densa red de ramas nerviosas autonómicas sensoriales aferentes y eferentes altamente especializadas que se pueden encontrar en todas las capas de la piel. Los nervios autonómicos (simpáticos) representan sólo algunas de las fibras cutáneas que inervan a las glándulas sebáceas, sudoríparas, al folículo piloso, músculos erectores de pelo y vasos sanguíneos.

Los mastocitos (MC) responden a estímulos de diferente naturaleza secretando diversas moléculas biológicamente activas que participan en diferentes procesos fisiológicos. Por microscopía confocal se ha descrito la existencia de asociaciones morfológicas entre los MC y los nervios. En un estudio de piel con lesiones psoriáticas, se observó la existencia de ramas de nervios sensoriales en asociación estrecha con los MC, tanto en la dermis papilar como en la región más profunda de la dermis. Al respecto, se ha propuesto que tanto la degranulación de los MC como la vasodilatación son eventos mediados en parte por los axones sensoriales somáticos de la piel (Naukkarinen *et al.*, 1996).

En la reacción inflamatoria de los tejidos intervienen sustancias vasoactivas, entre las que destaca la histamina (HA) que es una amina cuyo sitio de síntesis y reservorio principal son los gránulos citoplásmicos de los MC; además es un mediador químico que participa en las reacciones inflamatorias alérgicas y en las respuestas inmunológicas acompañadas de eritema y prurito.

La HA se almacena en los mastocitos y queratinocitos, mientras que los receptores H_1 y H_2 están presentes en las fibras nerviosas sensoriales. Debido a esto, la comezón inducida por histamina puede iniciarse por la liberación del contenido de los gránulos de los MC o de los queratinocitos. Junto con la despolarización neuronal, neuropéptidos como la Sustancia P (SP) son liberados de las fibras nerviosas. Esto se evidencia por el hecho de que en presencia de antagonistas de los receptores H_1 y H_2 , la HA tiene un efecto inhibitorio sobre la liberación evocada eléctricamente de SP. Los estudios actuales apoyan firmemente la hipótesis de que la histamina también regula la liberación de SP a través de los receptores de histamina H_3 presinápticos localizados en las terminaciones periféricas de los nervios sensoriales (Ständer *et al.*, 2003).

La exposición a un ambiente seco aumenta el número de MC en la dermis de ratones desnudos y su contenido de histamina. La respuesta a la radiación solar depende, en buena parte, de la susceptibilidad del individuo determinada en parte por la pigmentación natural de la piel, la región anatómica afectada, el tiempo de exposición a la luz solar y a la humedad ambiental.

Por otra parte, se ha informado que la distribución y cantidad de MC de la dermis papilar y reticular de perras presenta diferencias cuantitativas, dependiendo de la región anatómica y de la condición climática a la que están expuestas, lo que explica en parte las diferencias que se observan en la reacción inflamatoria de la piel ante diferentes condiciones climáticas (Lavielle *et al.*, 2005).

3.3 Participación de la piel en las interacciones sexuales en mamíferos

El marcaje por frotamiento del mentón o “*chinning*” es una conducta estereotipada que desarrollan varias especies de mamíferos, tanto machos como hembras, en la que los individuos frotran la superficie inferior del mentón, sobre objetos que hay en su entorno y/o en otros individuos de su grupo social, con el fin de impregnar la secreción de la glándula submandibular. En rumiantes silvestres y domésticos esta conducta se presenta previamente al apareamiento y ocurre cuando la hembra en el periodo cercano a la receptividad sexual, se queda inmóvil lo que permite que el

macho se le acerca por la parte posterior y coloca su barbilla sobre la región del hueso sacro y coxal, realizando una ligera presión hacia abajo.

En el conejo esta conducta se asocia a la actividad sexual, por lo que se sabe que es regulada por las hormonas sexuales (González-Mariscal *et al.*, 1993). En hembras su frecuencia aumenta durante su desarrollo debido a una mayor secreción de hormonas esteroides sexuales (González-Mariscal *et al.*, 1992).

Las glándulas submandibulares son glándulas sudoríparas de secreción apocrina que se desarrollan a partir de folículos pilosos que se sitúan a cada lado de la mandíbula (Lyne *et al.*, 1964). Cada glándula está compuesta por tres lóbulos, un lóbulo central ubicado superficialmente en la hipodermis y dos laterales profundos localizados internamente en la capa muscular.

En conejos silvestres y domésticos la frecuencia del comportamiento de marcaje por frotamiento del mentón se correlaciona con la edad, sexo, jerarquía social y estado reproductivo y los machos dominantes “marcan” más frecuentemente que los subordinados.

3.4 Perspectivas de estudio

En los años recientes, se ha abordado con mayor interés el estudio de la anatomía y fisiología de los mecanorreceptores de la piel. En este sentido, existen avances notables en el conocimiento de las características moleculares de las terminaciones nerviosas periféricas, este es el caso del factor de transcripción c-Maf que controla el desarrollo morfológico de las terminaciones nerviosas periféricas asociadas con los mecanorreceptores para las fibras A β de los receptores de los folículos pilosos, los receptores de los corpúsculos de Meissner y de Pacini (Wende *et al.*, 2012). Sin embargo, aún falta realizar mucho trabajo de investigación que nos permita comprender ampliamente las implicaciones fisiológicas de los receptores cutáneos al tacto y a la presión sobre el sistema inmunológico y endocrino. Es necesario evaluar la aplicación de estos conocimientos en el campo de la medicina ya que permitirían encontrar nuevas estrategias terapéuticas a diversos trastornos que afectan la salud física y emocional de los individuos.

En el capítulo 4 se describen los aspectos fisiológicos del tacto.

Capítulo 4

ESTESIOLOGÍA Y SENTIDO DEL TACTO. ASPECTOS FISIOLÓGICOS

Introducción

La estesiología es la rama de la anatomofisiología que estudia los órganos de los sentidos: tacto, olfato, gusto, visión y audición-equilibrio, los cuales relacionan al individuo con el medio externo. Constan de: 1) células especializadas para recibir una determinada sensación, llamadas neuroepitelios, y 2) vías de conducción del estímulo, que generalmente son nervios con nombres propios, de acuerdo a la sensación que conducen, como se explica en la Tabla 4.1.

Tabla 4.1. Modificada a partir de Drucker, 2006.

Órgano	Neuroepitelio	Vía de conducción
Tacto	Corpúsculos cutáneos	Nervios cutáneos
Olfato	Mucosa olfatoria (cornetes etmoidales)	Nervio olfatorio
Audición	Órgano de Corti	Nervio vestíbulo coclear
Visión	Retina	Nervio óptico
Gusto	Botones gustativos	Nervios facial y glossofaríngeo

Los sentidos permiten sentir lo que está alrededor del sujeto, así como determinados estados internos del organismo (Fox, 2008). A continuación se describen brevemente los sentidos en relación con los pares craneales correspondientes:

Sentido del olfato o del olor (par craneal I, olfatorio). Es un sentido “químico” al igual que el olfato. Es diferente del gusto, ya que hay centenares de receptores olfativos, cada uno se une a una molécula de característica particular, según la teoría actual. En el cerebro, el olfato es procesado por el sistema olfativo. Las neuronas olfativas del receptor en la nariz se diferencian de la mayoría de las otras neuronas en que mueren y regeneran sobre una base regular. Hay que destacar que en organismos acuáticos no hay diferencia importante entre el olor y el gusto. Richard Axel y Linda Buck obtuvieron el Premio Nobel de 2004 en fisiología y medicina por su trabajo sobre el olfato, publicado primero en un artículo en 1991 que describió la gran familia de cerca de mil genes que codifican los receptores del olor (odoríferos) y cómo los receptores se relacionan con el cerebro (Martini, 2005).

Sentido de la vista o de la visión (par craneal II, óptico). Es la capacidad de detectar las ondas electromagnéticas en el rango de la luz visible por el ojo e interpretar por el cerebro la imagen recibida. Existe desacuerdo de si constituye uno, dos o tres sentidos distintos, dado que diversos receptores son responsables de la percepción del color (frecuencia de la luz) y el brillo (energía de la luz). Algunos investigadores discuten que la percepción de la profundidad también constituye un sentido, pero se sabe que esto es realmente una función postsensorial cognitiva derivada de tener visión.

Sentido del gusto o del sabor (pares craneales VII, facial y IX, glossofaríngeo). Es uno de los dos sentidos químicos del cuerpo junto con el del olfato. Es bien sabido que existen por lo menos cuatro tipos de gustos o receptores gustativos en la lengua y por lo tanto, son los anatomistas los que discuten si éstos constituyen cuatro o más sentidos, dado que cada receptor transporta la información a una región ligeramente diferente del cerebro. Los cuatro receptores bien conocidos detectan el dulce, el salado, el amargo y el ácido, aunque los receptores para el sabor dulce y amargo no se han identificado definitivamente. Un quinto receptor para una sensación llamada *umami* fue descrita por primera vez en 1908 y su existencia confirmada en el año 2000. El receptor del *umami* detecta el aminoácido glutamato, un sabor encontrado comúnmente en la carne y en condimentos artificiales como el glutamato monosódico.

Sentido del oído o de la audición y del equilibrio (par craneal VIII, vestibulo-coclear). Es el sentido de la percepción de vibraciones del medio transportadas por el aire que oscilan entre 20 y 20 000 Hz en el ser humano. El sonido también se puede detectar como vibraciones conducidas a través del cuerpo por el tacto.

El sentido del tacto está constituido por millones de órganos sensitivos. Sus receptores (capítulo 5) están constituidos por dendritas. Se relaciona con los receptores de las sensaciones generales. Los sentidos generales, también llamados somatosensitivos o somestésicos, tienen una amplia distribución en la piel así como en los músculos, los tendones y las cápsulas articulares.

Los sistemas sensoriales se dividen en sistemas sensoriales especiales y somáticos. Los sistemas especiales se subdividen en los sistemas visual, olfativo, gustativo, auditivo y del equilibrio. Los sistemas somáticos se subdividen en sistemas del cordón dorsal o posterior y del cordón anterolateral de la médula espinal. A la médula espinal (ME) llegan fibras aferentes sensoriales desde las diversas vísceras del cuerpo. Estas fibras pertenecen al Sistema Nervioso Autónomo Sensorial (SNA). Los sistemas sensoriales están constituidos por receptores, una vía aferente o de conducción de potenciales de acción o impulsos nerviosos en sentido periferia-centro que llegan al Sistema Nervioso Central (SNC) y de éste emergen vías que se encargan de regular la entrada de señales que proceden de los receptores sensoriales (Alcock, 2005).

Los sistemas sensoriales son el sector aferente del arco reflejo ya que conectan en la médula espinal con una interneurona o neurona de asociación y ésta a su vez conecta con el sector motor, es decir, todo acto motor es precedido por la información sensorial del movimiento que se realiza.

La actividad bioeléctrica del Sistema Nervioso (SN) viaja por la membrana neuronal como potenciales locales o como potenciales de acción, se originan por la acción de los estímulos que provienen de cualquier región del cuerpo. Esta actividad se conoce como señales sensoriales. Los potenciales locales son aquellos que no rebasan el umbral de excitación, y los potenciales de acción lo rebasan y constituyen el impulso nervioso. Los

diversos receptores sensoriales generan la actividad sensorial. Los receptores están conformados ya sea por las prolongaciones dendríticas en la piel, en articulaciones, músculos u órganos internos. En el caso de los órganos de los sentidos, existen células sensoriales especializadas, por ejemplo, en la retina (conos o bastones), las papilas gustativas de la lengua, en el oído interno, en particular en la cóclea. Estas terminaciones transforman los estímulos en potenciales locales que se pueden convertir en potenciales de acción y que viajan desde la terminación nerviosa a lo largo de la membrana de la neurona.

Es importante señalar que el término de receptor en el sistema sensorial corresponde a una estructura visible al microscopio óptico, el cual funciona como un transductor, ya que convierte los estímulos que inciden en él y forman potenciales locales o de acción.

Cada receptor del organismo ha sido desarrollado evolutivamente por distintos tipos de estímulos específicos que se conocen como estímulos adecuados. El estímulo adecuado LTMR (*Low Threshold Mechanoreceptors*), es decir mecanorreceptores de bajo umbral, es entonces aquel para el que el receptor tiene su más bajo límite o umbral (Sherwood, 2011).

4.1 El tacto se ubica en la piel y en las mucosas

El sentido del tacto inicia en la piel y en las mucosas. La piel es un órgano denso en terminaciones nerviosas e innervación, incluso en las capas más superficiales, excepto el estrato córneo de la epidermis. La relación entre la piel y el SN actualmente es un gran campo de investigación en el ámbito de la biología cutánea. Diversos investigadores señalan que poseemos los nervios a flor de piel. La piel y el cerebro tienen un origen embriológico común: el ectodermo.

La piel podría considerarse semejante a una prolongación periférica del sistema nervioso y es mucho más que un simple envoltorio. Es el órgano más pesado (de 3 a 4 kg) y el más amplio del cuerpo humano (de 1.5 a 2 m²). En permanente relación con los demás órganos, ésta puede revelar las disfunciones o enfermedades que padezcan otros órganos del cuerpo.

La piel es la prolongación periférica del SN. Además es un órgano receptor de sensaciones a través de los estímulos externos del medio ambiente directamente conectados al SNC. La piel y sus anexos ofrecen un modelo clínico importante para el estudio entre los sistemas periférico y sistémico como respuesta al estrés.

La piel es semejante a un complejo neurofisiológico que está inervado por una amplia variedad de neuronas sensitivas que incluyen, por ejemplo, nociceptores que son sensibles a estímulos dolorosos; los pruriceptores que transmiten la comezón; termorreceptores que registran datos sobre la temperatura y los LTMR que decodifican estímulos no dolorosos de los estímulos mecánicos, es decir, el tacto. Los animales usan el sentido del tacto para reconocer y manipular objetos, para comunicarse e interactuar entre unos y otros, para apreciar las texturas de los alimentos, para la procreación y el placer sexual, y para amamantar, en el caso de los mamíferos. Los receptores sensoriales de la piel y las neuronas mecanosensoriales que los inervan han evolucionado para desplegar un amplio rango de funciones sensitivas (Goodenough, 2007).

La piel de los mamíferos comprende tanto piel cubierta de pelo como piel desnuda. La piel desnuda predomina en las manos y en los pies de la mayoría de los mamíferos, de esta manera, esta piel se especializa en el tacto discriminativo o epicrítico, que determina la textura y forma para que el individuo pueda reconocer los objetos y proveer una retroalimentación al SNC para mediar la adecuada sujeción, control, alcance y locomoción.

La piel cubierta de pelo abarca más del 90 % de la superficie corporal en los mamíferos. También tiene una función de tacto discriminativo, aunque con mucha menor exactitud si se compara con la piel desnuda. La piel cubierta de pelo se asocia con el tacto afectivo, es decir, el tacto que genera una respuesta emocional, por ejemplo, durante el amamantamiento (Marieb y Hoehm, 2010).

Existen otros tipos de piel que están altamente especializados de acuerdo al papel funcional que desempeñen. Por ejemplo, los genitales, en específico el glande del pene y el glande del clítoris, son formas especializadas de piel desnuda, ya que proveen sensaciones de placer sexual y respuestas reproductivas. La piel de los labios, de la lengua y la cara interna de los ca-

rrillos, está especializada para ayudar en la localización y movimiento del alimento y para definir sus componentes con el sentido del gusto. En las hembras mamíferas, la secreción de leche es provocada por el estímulo de los pezones al ser succionados por las crías. Otro ejemplo de piel desnuda, serían los topos de nariz en forma de estrella y las bandas táctiles de las aves para localizar a su presa. Este tipo de regiones cutáneas está asociado con diferentes combinaciones de los LTMR y esto hace que cada región sea neurofisiológica y funcionalmente distinta (Schneider, Gracheva, Bagriantsev, 2016).

4.2 La piel tiene seis funciones básicas

Protección y barrera

La piel protege al cuerpo de ataques mecánicos, físicos, químicos o microbianos desde el exterior. Las células epidérmicas contienen una proteína dura, la queratina. Pocos agentes infecciosos pueden penetrar la piel intacta. Las bacterias y los hongos colonizan la superficie, pero sus poblaciones se mantienen controladas por la relativa sequedad de la piel, por su ligera acidez (pH de 4 a 6) y ciertos péptidos antimicrobianos defensivos: dermicidina y defencinas. La piel es importante como barrera ante el agua, los rayos ultravioleta (UV) y diversas sustancias químicas que podrían ser dañinas.

Sensaciones

La piel es el órgano sensitivo más extenso del organismo. Los receptores sensitivos abundan particularmente en la cara, palmas, dedos, plantas, pezones y órganos genitales. Hay menos en el dorso y en la piel que recubre las articulaciones, como por ejemplo la rodilla y el codo. La piel se utiliza para transmitir información entre el cuerpo y el mundo exterior a través de sus múltiples terminaciones nerviosas que reciben estímulos táctiles, térmicos y dolorosos.

Reservorio sanguíneo

Cuando el individuo se encuentra en reposo predomina el parasimpático (vago-tonía) y la piel entonces es un reservorio muy importante de sangre;

cuando el individuo se encuentra en estrés o realiza actividad física esta sangre se reacomoda en órganos activos como, por ejemplo, en vasos del corazón, del pulmón y de las extremidades por efecto del simpático.

Intercambio

La piel es el lugar donde se llevan a cabo numerosos intercambios entre el organismo y el exterior. También participa en mecanismos complejos como la regulación de la temperatura corporal (por la eliminación de calor y la evaporación del sudor secretado por las glándulas sudoríparas así como la eliminación de sustancias nocivas) y la síntesis de vitamina D que es esencial para el crecimiento de los huesos.

Termorregulación

Las terminaciones nerviosas de la piel se denominan termorreceptores y vigilan la temperatura superficial del cuerpo. Como respuesta a los escalofríos, el organismo retiene el calor al contraer los vasos sanguíneos de la piel y conservando la sangre en mayor cantidad en zonas más profundas del cuerpo. Como respuesta al exceso de calor, la piel libera calor al dilatar los vasos cutáneos, lo que permite que fluya más sangre cerca de la superficie y se pierde calor a través de la piel. Si lo anterior no basta para normalizar la temperatura, las glándulas sudoríparas secretan calor. Por cada mililitro de sudor que se evapora, se pierden 540 cal y la evaporación es la forma más eficiente de enfriar al cuerpo.

Síntesis de vitamina D

En la piel, la provitamina D se convierte en vitamina D por acción de los rayos ultravioleta (UV).

4.3 El sentido del tacto: complejidad asombrosa

El sentido del tacto es aquel que permite a los organismos percibir cualidades de los objetos y medios con los que hace contacto como la presión, la temperatura, la aspereza o suavidad, dureza, etc. En el ser humano y otros vertebrados se considera uno de los cinco sentidos. En la piel se en-

cuentran diferentes clases de receptores nerviosos que se encargan de transformar los distintos tipos de estímulos del exterior en datos susceptibles para ser interpretados por el cerebro. La porción que integra el tacto en el cerebro es el lóbulo parietal.

En muchos aspectos, el tacto es difícil de investigar. Todos los demás sentidos tienen un órgano clave que puede ser estudiado; pero en el caso del tacto, ese órgano es la piel y se extiende por todo el cuerpo (Tortora, 2005).

La división aferente del Sistema Nervioso Periférico (SNP) envía señales (desde la periferia al centro) acerca del ambiente externo e interno al SNC. Cualquier estímulo es un cambio detectado por el organismo. Los estímulos existen en diversas formas de energía, como luz, calor, sonido, presión y cambios químicos. Las neuronas o fibras aferentes poseen receptores sensoriales en sus terminales periféricas. Todo estímulo debe convertirse en un potencial de acción o impulso nervioso, el cual se propaga por el exterior de la membrana de la neurona. La conversión de la energía de los estímulos en un potencial de receptor se conoce como transducción sensorial cuando el potencial del receptor llega a la neurona sensorial, enseguida el potencial de receptor genera potenciales de acción que viajan por las fibras aferentes o sensoriales.

Los estímulos del medio son recibidos por los siguientes receptores a través de las fibras que se señalan:

- Corpúsculos de Meissner: fibras A- β .
- Corpúsculo de Pacini: fibras A- β .
- Órgano de Ruffini: fibras A- β .
- Discos de Merkel: fibras A- β
- Terminaciones nerviosas libres: fibras A- δ

Como se puede observar en la Tabla 4.2, los receptores táctiles se localizan en las fibras A tipo β y δ , además se puede resaltar que las fibras somáticas sensoriales de tipo A δ son miélicas y son las más veloces en la conducción del impulso nervioso después de las fibras A α somáticas motoras. Tienen un diámetro que es casi la mitad del diámetro de las fibras A α .

En la misma Tabla 4.2 se puede apreciar cómo el sistema somatosensorial percibe estímulos que se encuadran dentro de cuatro submodalidades de la sensibilidad somática:

1. Tacto/presión.
2. Temperatura.
3. Dolor.
4. Propiocepción.

Tabla 4.2. Clasificación de las fibras nerviosas por su velocidad de conducción

Tipo de fibra	Velocidad de conducción (m/s)	Diámetro (μm)	Mielina	Funciones
Fibra A				
α	70-120	12-20	Sí	Motoras, músculo-esquelético.
β	40-7	5-12	Sí	Sensitiva, tacto presión, vibración.
γ	10-50	3-6	Sí	Huso muscular.
δ	6-30	2-5	Sí	Dolor (agudo, localizado), temperatura, tacto.
Fibra B	3-15	<3	Sí	Preganglionar autónomo.
Fibra C	0.5-2	0.4-1.2	No	Dolor (difuso profundo), difuso, posganglionar autónomo.

Nota: Modificado a partir de Sherwood, 2011.

Las rutas de proyección somatosensitivas permiten que el impulso nervioso viaje desde el receptor hasta su destino final en el encéfalo. La mayor parte de las señales somatosensitivas viajan por tres neuronas denominadas neuronas de primer, segundo y tercer orden.

Las fibras de primer orden para el tacto, la presión y la cinestesia son largas, mielínicas y rápidas; las que se relacionan con el calor y el frío son pequeñas amielínicas y más lentas.

Las señales somatosensitivas de la cabeza viajan por varios pares craneales (sobre todo por el V nervio trigémino) a la protuberancia y el bulbo raquídeo. En el tallo encefálico, las fibras de primer orden de estas neuronas forman sinapsis con neuronas de segundo orden que se decusan y llegan al tálamo contralateral. Las neuronas de tercer orden complementan la ruta hasta el cerebro. Las señales cinestésicas de la cabeza son una excepción porque las fibras de segundo orden llevan estas señales al cerebelo.

Debajo de la cabeza, las fibras de primer orden entran en el asta posterior de la médula espinal (capítulo 2), las señales ascienden por la médula en la ruta espinotalámica. Estas rutas o haces se decusan en el punto de entrada a la médula o en el tallo encefálico, de tal manera que la corteza somatosensitiva primaria de cada hemisferio cerebral recibe señales del lado contralateral del cuerpo.

Las señales cinestésicas que se producen debajo de la cabeza viajan hacia arriba por las vías espinocerebelares hasta el cerebelo. Las señales autonómicas de las vísceras torácicas y abdominales viajan al bulbo raquídeo por fibras sensitivas en el nervio vago (Saladin, 2012).

4.4 Propiocepción y cinestesia o kinestesia en la función sensorial

La propiocepción es la percepción de la posición del cuerpo. La equilibrio-cepción o sentido del equilibrio es la sensación que se relaciona con las tres cavidades semicirculares que contienen líquido en el oído interno, permitiendo la detección de los tres ejes del espacio: arriba-abajo, izquierda-derecha y adelante-atrás.

Las fibras propioceptivas se localizan en los husos musculares, en los órganos de Golgi de los tendones y en los receptores kinestésicos de las cápsulas sinoviales de las articulaciones.

Los husos musculares miden la longitud y el grado de estiramiento del músculo esquelético, particularmente en las extremidades.

En el caso del órgano de Golgi el incremento de la tensión muscular estimula la actividad de las terminaciones nerviosas sensitivas. Estas señales sensitivas estimulan una interneurona que inhibe la actividad de la motoneurona que inerva el músculo. La vía espinocerebelosa informa sobre la posición de los músculos (Randall, 2008).

La cinestesia o kinestesia, término derivado del griego *kinéo* que significa “mover” y por *aísthesis* que puede traducirse como “sensación”. El fisiólogo y neurólogo inglés Henry Charlton Bastian (1837-1915) fue quien acuñó el término *kinaesthesia*, con el propósito de designar la sensación transmitida desde distintas zonas corporales al cerebro a través de los impulsos nerviosos.

La somatostesia es el primer sistema que se constituye en el transcurso de la vida del feto. También llamada sensibilidad profunda del cuerpo, la somatostesia representa uno de los sistemas sensoriales del ser humano y de los animales. Este complejo sistema permite a cada individuo sentir diversas manifestaciones que provienen de diferentes zonas del cuerpo. La intervención de los receptores del sistema somatosensorial juega un papel importante en la transmisión de datos sensoriales. Estas sensaciones son objeto de estudio científico, pues la kinestesia tiene incidencia en la orientación y ubicación espacial y sensorial, y en la coordinación motora del individuo.

Para finalizar el capítulo se puede afirmar que los distintos receptores de la piel se comportan como instrumentos en una orquesta, es decir, cada tipo de señal transporta un impulso específico que se origina en la piel, pero en colectivo culminan con una sinfonía musical de impulsos nerviosos que el cerebro interpreta como los detalles del tacto. En el siguiente capítulo se explican los diferentes enfoques de estudio de los receptores.

Capítulo 5

DIFERENTES ENFOQUES PARA EL ESTUDIO DE LOS RECEPTORES DEL TACTO

Introducción

Los receptores convierten la energía del estímulo proveniente desde el exterior o el interior del cuerpo, como el dolor, la temperatura, la luz, el sabor, etc., en una señal nerviosa la cual es codificada y transmitida mediante una serie de neuronas y relevos sinápticos tanto excitatorios como inhibitorios, conocidos como “canales sensoriales” desde el receptor a la médula espinal, en cuyas neuronas del asta posterior tiene lugar el procesamiento de la información que llega por cada vía independiente hasta las regiones cerebrales específicas (Belmonte, 2010).

El número de receptores por unidad de superficie en el organismo (piel) varía entre las regiones corporales. Estos sensores envían información al sistema nervioso central y gracias a ello el organismo tiene la capacidad de conocer la posición y movimiento de cada uno de sus componentes corporales, función que constituye el sistema propioceptivo.

Existen varias formas de clasificar los receptores, como la sensación provocada, su localización y la naturaleza física del estímulo; las características estructurales del receptor le permiten ser específico a un determinado estímulo y, más aún, a una determinada forma de traducir energía ya sea química, mecánica, térmica, etc. (Acevedo, 2008).

Si bien algunas formas de clasificar los receptores parecerían a simple vista repetitivas, en este capítulo se intentará abordarlas desde los diferentes puntos de vista utilizados para su estudio, con el fin de dar al lector una perspectiva global de los receptores del tacto.

5.1 Receptores sensitivos y la transmisión de cuatro tipos de información o datos

Los receptores sensitivos transmiten cuatro tipos de información o datos: modalidad, ubicación, intensidad y duración.

1. **Modalidad.** Se refiere al tipo de estímulo o a la sensación que produce. Visión, audición, equilibrio, olfato, gusto y tacto son ejemplos de modalidades sensitivas.
2. **Ubicación.** Cualquier neurona sensitiva detecta un estímulo dentro de un área denominada campo receptivo. Por ejemplo, en el sentido del tacto, una sola fibra sensitiva puede cubrir un área de piel de hasta 7 cm de diámetro. En las puntas de los dedos se tiene un tacto más fino (epicrítico) ya que cada neurona sensitiva puede cubrir un campo receptivo de 1 mm de diámetro o aún menos.
3. **Intensidad.** Se refiere a que un estímulo se codifica de tres maneras: a) a medida que aumenta la intensidad de un estímulo, también aumentan las frecuencias de activación de las neuronas sensitivas; b) los estímulos intensos incorporan una gran cantidad de fibras nerviosas que se activan, y c) los estímulos débiles pueden activar un grupo menos sensitivo de fibras con umbrales más altos. Es por esto que el encéfalo logra distinguir las intensidades según las fibras que envían las señales, la cantidad de fibras implicadas y la rapidez con que se activan.
4. **Duración.** Tiene relación con el tiempo que dura un estímulo, el cual está codificado con cambios en la frecuencia de activación de una fibra nerviosa. Todos los receptores sensoriales tienen la propiedad de adaptación sensitiva: si el estímulo es prolongado, la activación de la neurona se vuelve más lenta con el tiempo y por ello el individuo tiene menos conciencia del estímulo. Los receptores se clasifican de acuerdo con la rapidez de su adaptación en receptores fásicos y receptores tónicos.

5.2 Clasificación de los receptores táctiles por su complejidad estructural

Por su estructura, existen receptores simples y complejos, la mayoría son simples. Los receptores simples son terminaciones dendríticas de neuronas sensoriales, se encuentran en todo el cuerpo y monitorean la mayoría de las señales sensoriales de tipo general.

Descripción de los distintos receptores táctiles

Los receptores táctiles se pueden dividir por su estructura en dos grandes grupos. El primero corresponde a terminaciones nerviosas no encapsuladas, es decir, que no están cubiertas por tejido conjuntivo. A este grupo pertenecen: las terminaciones nerviosas libres, los discos táctiles de Merkel y los receptores pilosos o terminaciones peritriquiales.

El segundo grupo de terminaciones nerviosas son las encapsuladas que están rodeadas por neuroglilocitos o tejido conjuntivo. A este grupo pertenecen cuatro tipos de receptores: los corpúsculos táctiles de Meissner, los bulbos terminales de Krause, los corpúsculos laminares de Pacini y los corpúsculos bulbosos de Ruffini (Saladin, 2012).

Terminaciones nerviosas libres

Finalizan en el estrato granuloso de la epidermis. Carecen de una cubierta de tejido conjuntivo o de células de Schwann. Estas terminaciones nerviosas tienen modalidades sensoriales múltiples sin una distinción morfológica evidente. Hay redes de terminaciones libres dérmicas que rodean a la mayoría de los folículos pilosos y se fijan a sus vainas radicales externas. Estas terminaciones comprenden receptores de calor, de frío y nociceptores para el dolor.

Terminaciones dendríticas encapsuladas

Todas las terminaciones dendríticas encapsuladas consisten en una o más fibras terminales de neuronas sensoriales envueltas en una cápsula de tejido conectivo. En general, todos los receptores encapsulados son mecano-

receptores pero varían por su forma, tamaño y distribución en el cuerpo. En esta clasificación se ubican los siguientes receptores:

- Corpúsculos de Pacini, también se llaman corpúsculos laminados, están distribuidos en zonas profundas de la dermis y en tejido subcutáneo debajo de la piel. Aunque son mecanorreceptores estimulados por presión profunda, responden sólo cuando la presión se aplica por primera vez, también detectan la vibración.
- Terminaciones de Ruffini. Se encuentran en la dermis, en el tejido subcutáneo y contienen terminales receptoras envueltas en una cápsula aplanada. Los husos musculares cuentan con propioceptores que se encuentran en el músculo esquelético.
- Órganos tendinosos de Golgi. Son propioceptores localizados en tendones, cerca de la inserción del músculo esquelético.
- Receptores kinestésicos de las articulaciones. Son propioceptores que monitorean el estiramiento en las cápsulas sinoviales articulares. Se puede señalar que en este tipo de sensación participan cuatro tipos de receptores: corpúsculos de Pacini, corpúsculos de Ruffini, terminaciones libres y receptores similares a los órganos tendinosos de Golgi. Juntos estos receptores proveen información sobre la postura de la articulación y del movimiento.

5.3 Función sensitiva de la piel

La piel es el órgano más grande del cuerpo, está innervada por una gran variedad de subtipos de neuronas altamente especializadas en detectar y transmitir estímulos sensoriales como los nociceptores, pruriceptores, los termorreceptores y los mecanorreceptores.

Esta delicada pero extremadamente precisa habilidad del tacto es utilizada para reconocer estructuras, por ejemplo en el caso de los médicos al palpar a un paciente; también nos permite manipular objetos, como sostener una pluma mientras se escribe una prescripción; no dejemos de lado algo muy importante, la interacción social, cuando nos saludamos de mano, de beso, nos abrazamos; cuando comemos, apreciamos las texturas de los alimentos; cuando se tienen relaciones sexuales se experimentan múltiples sensaciones táctiles (Zimmerman *et al.*, 2014).

El sistema somatosensorial permite al cuerpo percibir estímulos mecánicos que incluyen el contacto, la presión y vibraciones, por lo que nos proporciona una capacidad importante para reconocer objetos y discriminar texturas, lo que permite la retroalimentación sensorial-motriz y facilita la interacción social entre los individuos. El primer paso que conduce a la percepción del tacto inocuo es la activación de los receptores cutáneos los cuales se clasifican con base en su especialización funcional y pueden ser: a) mecanorreceptores que se especializan en la función del tacto, b) nocirreceptores que son terminaciones nerviosas libres que registran el dolor, y c) termorreceptores (Chalela-Mantilla, 2001; Abaira y Ginty, 2001) (Tabla 5.1).

La percepción táctil ha recibido distintos nombres, algunos autores la refieren como una función somestésica y otros la consideran una función de tipo somatosensorial. Existen trastornos somatosensoriales de importancia clínica ocasionadas por un daño al tejido nervioso en distintas regiones anatómicas. Uno de ellos es el síndrome de la corteza somatosensorial primaria “astereognosia” y otro es el síndrome de la corteza de asociación somatosensorial ventrolateral “agnosia táctil” (Garrido, 2005).

La piel recibe estímulos externos y está provista de abundantes nervios sensitivos que se originan en las ramas del nervio trigémino y de los nervios espinales que varían en su grado de mielinización. Los estímulos son captados por proyecciones nerviosas dendríticas y conducidos por fibras nerviosas aferentes para después ser integrados al Sistema Nervioso Central (SNC).

La mayoría de las terminaciones nerviosas libres son fibras nerviosas dendríticas mielinizadas o amielínicas que se ramifican y terminan en forma de bulbo que se localizan en la epidermis, dermis, mucosas, serosas y músculos (Serra, 2006).

La mayoría de estas fibras sensoriales son no mielinizadas, tienen un diámetro pequeño y se denominan fibras C, las terminaciones sensoriales de este tipo tienen pequeños botones terminales. Estas terminaciones res-

ponden a estímulos térmicos pero algunos también responden al movimiento de tejidos causado por presión.

Otra sensación mediada por estas terminaciones libres es la comezón. Estos receptores son estimulados por histamina presente en las zonas inflamadas que producen su estimulación (Ross y Pawlina, 2012; Serra, 2006).

Tabla 5.1 Subtipos de mecanorreceptores cutáneos.

SUBTIPO DE RECEPTOR	TIPO DE PIEL	TIPO DE TERMINAL	LOCALIZACIÓN
SAI-LTMR	Sin vello	Célula de Merkel	Estrato basal de la epidermis
	Con vello	Discos de Merkel	Alrededor de los folículos pilosos.
SAII-LTMR	Sin vello	Corpúsculos de Ruffini	Dermis
RAI-LTRM	Sin vello	Corpúsculos de Meissner	Papila dérmica
RAII-LTMR	Sin vello	Corpúsculos de Pacini	Dermis profunda
HTMR	Sin vello	Terminal nerviosa libre	Epidermis/
	Con vello		Dermis.

Nota: Modificado de Abraira y Ginty, 2013.

Los mecanorreceptores

Estos se encuentran localizados en la epidermis, la dermis y la hipodermis sus dendritas están localizadas en la piel y el soma se sitúa cerca de la médula espinal. Estos se clasifican según su especialización funcional.

Mecanorreceptores que se especializan en la función del tacto (Figura 5.1).

- e) Los nociorreceptores, son terminaciones nerviosas libres, se caracterizan porque se despolarizan con estímulos de intensidades altas, convirtiendo la energía de estímulos intensos tales como presión (nocioceptores mecánicos), temperatura (nocioceptores térmicos) o cambios excesivos de pH (nocioceptores polimodales) en potenciales de acción nerviosos. Se encuentran localizados con abundancia en la piel pero están presentes en todo el cuerpo (Acevedo, 2008).
- f) Los termorreceptores son terminaciones nerviosas libres de adaptación lenta que reconocen la temperatura cutánea. Hay receptores para el frío y para el calor. La población de receptores para el frío responde para un amplio intervalo de temperaturas entre 20 y 35 °C y la población de receptores para el calor responde dentro de un intervalo de entre 30 y 43 °C. En un intervalo de temperaturas intermedias (la denominada zona neutra o zona comfortable) no existe una sensación de temperatura apreciable (Belmonte, 2010; Chalela-Mantilla, 2001).

Por otra parte, el vello de la piel además de contribuir a evitar la pérdida de calor, también desempeña funciones sensoriales importantes. En un estudio reciente se ha informado que cada vello de la piel está inervado por uno o más de tres tipos de terminaciones mecanorreceptoras y cada uno de estos receptores presentan distintas características moleculares, lo que hace que registren de manera distinta el tacto de la piel (Lechner y Lewin, 2013).

Mecanorreceptores

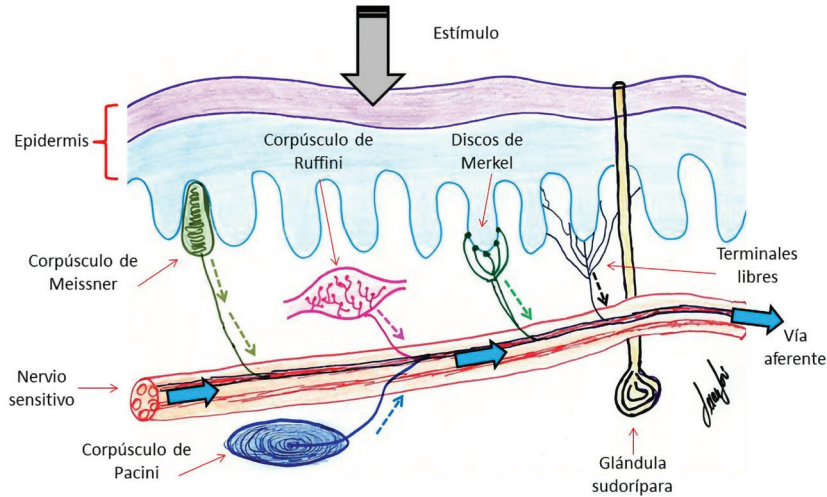


Figura 5.1. Mecanorreceptores. Se muestran los diferentes mecanorreceptores y su localización en la epidermis y la dermis. Las flechas punteadas y azules indican la dirección del estímulo aferente.

5.4 Clasificación de los receptores periféricos por el tipo de estímulo que detectan

Los estímulos son muy diversos, por tanto, existen receptores especializados como los siguientes:

- Fotorreceptores. Responden a las longitudes de onda visible de la luz.
- Mecanorreceptores. Sensibles a la energía mecánica, un ejemplo son los órganos receptores tendinosos de Golgi, sensibles al estiramiento muscular. Otro ejemplo son los receptores del oído que presentan finas vellosidades o cilios que se doblan al entrar en contacto con las ondas sonoras. Los barorreceptores también entran en esta categoría, ya que responden a cambios en la presión arterial.

- Termorreceptores. Son sensibles al calor (terminaciones libres) y al frío (bulbos de Krause).
- Osmorreceptores. Detectan cambios en la concentración de solutos en el organismo y por ende a cambios en la presión osmótica.
- Quimiorreceptores. Detectan cambios en la concentración de iones hidrógeno en el torrente sanguíneo (Figura 5.2).

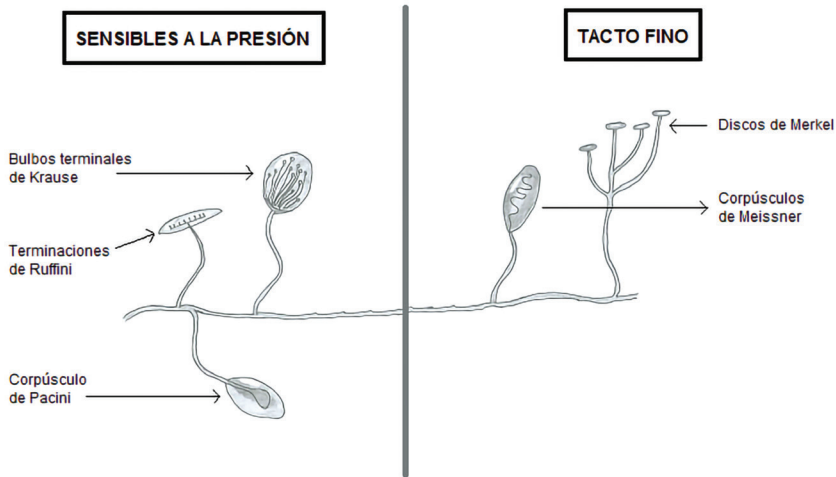


Figura 5.2. Sistema sensorial de la piel. Receptores cutáneos. Modificado de Ross y Pawlina (2012) y Eynard (2008).

5.5 Clasificación de los receptores por su localización

Por su distribución, los receptores sensoriales en el cuerpo se clasifican en dos amplias clases de sentidos:

1. Los sentidos generales (somatosensitivos o somestésicos) se refieren a receptores que tienen una amplia distribución en la piel, los músculos, los tendones, las cápsulas articulares y algunas vísceras.
2. Los sentidos especiales se localizan en la cabeza, reciben inervación de los pares craneales y emplean órganos de los sentidos comple-

jos. Los sentidos especiales, como ya se mencionó, son la visión, la audición, el equilibrio, el gusto y el olfato.

Por la localización de los receptores, existen tres categorías:

1. Exteroceptores, sensibles a estímulos que se originan al exterior del organismo. Estos incluyen el tacto, la presión, el dolor, los termorreceptores y los receptores de los sentidos especiales (visión, audición, equilibrio, gusto y olfato) ya descritos.
2. Interoceptores también llamados viscerosceptores responden a estímulos internos, como las vísceras internas y los vasos sanguíneos. Estos receptores monitorean una gran variedad de estímulos que incluyen cambios químicos, estiramiento de tejidos y temperatura.
3. Propioceptores. Igual que los interoceptores, responden a estímulos internos, aunque su localización es mucho más restringida. Están localizados en los músculos esqueléticos, tendones, articulaciones, ligamentos y también en el tejido conectivo que recubre a huesos y músculos. Envían señales al cerebro sobre los movimientos del cuerpo en relación al grado de estiramiento de músculos y ligamentos.

Receptores tónicos y fásicos

Existen dos tipos de receptores de acuerdo a su velocidad de adaptación: los receptores tónicos y los receptores fásicos.

- Los receptores tónicos (lentos) no se adaptan o lo hacen con lentitud. Estos receptores son importantes cuando se debe mantener la información acerca del estímulo. Por ejemplo, se pueden mencionar a los receptores de estiramiento muscular, que monitorean la longitud del músculo estirado y de los tendones. También en este grupo están los propioceptores de las articulaciones que miden el grado de flexión de las mismas. Otro ejemplo, es el de los receptores de la postura y el equilibrio ya que el SNC debe recibir y procesar en todo momento datos sobre la longitud de los músculos y la posición de las articulaciones. Es por esto que estos receptores

no se adaptan a los estímulos y continúan produciendo potenciales de acción hacia el SNC.

- Los receptores fásicos, de manera opuesta, son receptores de adaptación rápida. El receptor se adapta rápidamente y deja de responder frente a un estímulo sostenido. Un ejemplo son los corpúsculos de Pacini que responden con una ligera despolarización llamada *respuesta en off* cuando el estímulo es removido. Estos receptores son importantes en situaciones donde se requiere informar al cerebro sobre un cambio en la intensidad de un estímulo en vez de informar de manera constante acerca del mismo.

Muchos de los receptores táctiles que informan sobre cambios en la presión ejercida sobre la superficie de la piel son receptores fásicos, lo cual se debe a que estos receptores se adaptan rápidamente (Ganong, 2010).

Los receptores táctiles de la piel son mecanorreceptores debido a que la fuerza mecánica de un estímulo distorsiona las proteínas de los canales catiónicos de la membrana de la neurona. Lo anterior provoca una entrada de Na^+ , esto produce un potencial de receptor que dispara a su vez un potencial de acción en la fibra aferente. Los impulsos sensoriales que provienen de estos receptores informan al SNC del contacto que tiene el cuerpo del sujeto con los objetos del medio ambiente. El procesamiento de la señal sensorial en la corteza del lóbulo parietal es responsable de las percepciones que el sujeto tiene acerca del mundo que lo rodea. Las entradas aferentes (*input*) son esenciales para regular el comportamiento motor de acuerdo con las circunstancias externas por el Sistema Nervioso Somático (SNS) y también para coordinar las actividades internas dirigidas a la homeostasis por el Sistema Nervioso Autónomo o vegetativo (SNA). Es decir, las entradas aferentes dotan de señales al SNC (de las cuales el sujeto puede o no tener conciencia) para que éste implemente las respuestas necesarias para la supervivencia.

La sensibilidad somática o somatosensorial consiste en todas las señales que se conducen en los trenes de potenciales de acción que son originados por los distintos receptores al ser activados por los estímulos adecuados que le dieron origen. Estos estímulos proceden de todo el cuerpo excluyendo los órganos internos.

Las señales somatosensoriales se conducen por dos sistemas sensoriales somáticos: el sistema sensorial dorsal o posterior lemniscal y el sistema anterolateral o ventrolateral. Estos dos sistemas permiten que el individuo reaccione a los diversos estímulos que actúan sobre la piel, hipodermis, músculos estriados, articulaciones del cuerpo y cara.

El anterolateral es un sistema más antiguo por lo que funciona con los estímulos más primitivos y a la vez esenciales para la vida. Ambos sistemas tienen en común que la primera neurona aferente es de tipo bipolar, y su terminación periférica se ha modificado en un receptor sensorial (dendrita). Posteriormente presentan una segunda neurona intercalar o neurona de asociación que se puede conectar con diferentes centros de procesamiento entrante, este procesamiento se realiza en el tálamo para después llegar a la corteza cerebral parietal contralateral (del lado opuesto), esto se debe a la decusación de las pirámides, es decir, el cruce de las fibras nerviosas a nivel del tallo cerebral.

El otro sistema es el dorsal lemniscal también llamado mecanorreceptivo porque responde a estímulos de naturaleza mecánica, como son tacto, presión, vibración, tensión muscular, sentido de posición (propiocepción) o de movimiento de las articulaciones (cinestesia). En los seres humanos existe otra función denominada estereognosia que consiste en la capacidad del individuo de detectar la forma, el tamaño, la textura de un objeto, usando el tacto.

El mensaje de una célula a otra se conduce a través de diferentes transmisores químicos. La señal de conexión tiene lugar en un punto de contacto muy especial llamado sinapsis. Una célula nerviosa puede tener millares de estos contactos con otras células.

Corpúsculos de Merkel

En la función táctil de la piel de los mamíferos participan células epiteliales con las terminaciones distales de neuronas que tienen sus cuerpos celulares en los ganglios de la raíz dorsal adyacentes a la médula espinal. Estas células ganglionares de la raíz dorsal son neuronas sensoriales que envían sus procesos distales hacia la piel y sus axones hacia la porción sensorial

de la médula espinal. Por otra parte, los procesos distales de las células de los ganglios de la raíz dorsal forman cuatro tipos de terminaciones con las células epiteliales. Entre éstas, destacan los discos de Merkel por su capacidad para registrar la sensación táctil de formas y texturas que se localizan por debajo de la epidermis (Hill *et al.*, 2012).

Las células de Merkel (CM) (epiteliocitos *tactus*) se originan en la epidermis embrionaria muy cerca de las terminaciones nerviosas que reciben la sensación del tacto; se instalan en la epidermis de ciertas áreas donde el corion es rico en terminaciones nerviosas formando el complejo neurita-células de Merkel. Se localizan entre los epiteliocitos basales pero no se pueden identificar con tinciones de rutina. Las CM se encuentran estrechamente asociadas con los bulbos terminales de fibras nerviosas mielínicas aferentes (Figura 5.1).

La combinación de la fibra nerviosa y la célula epidérmica, llamada disco o corpúsculo de Merkel, constituye un mecanorreceptor sensorial.

La porción terminal de la fibra nerviosa pierde su vaina de los neurolemocitos (células de Schwann) y atraviesa la lámina basal y se expande en una estructura con forma de disco o placa que está en íntimo contacto con la base de la célula de Merkel (Ross y Pawlina, 2012).

Por medio de microscopía electrónica se ha observado que la membrana plasmática de las CM presentan proyecciones que se interdigitan con la de los epiteliocitos y se unen por medio de desmosomas. Como parte de su citoesqueleto existen haces de microfilamentos querato-positivos que se localizan a nivel perinuclear y en la periferia celular.

Las células de Merkel y el domo táctil

Se ha descrito la presencia de CM en la piel de muchas especies, incluyendo reptiles, peces y mamíferos, donde se encuentran tanto en la capa basal de la piel con pelo, en la piel desprovista de pelo y en algunos epitelios de mucosas. A nivel de microscopía electrónica, las CM presentan gránulos densos, núcleos dentados y uniones de tipo desmosoma con los queratinocitos adyacentes. En su superficie basal se asocian a terminaciones nerviosas sensoriales y en algunos sitios de la piel estas células están rodeadas por

queratinocitos columnares en la base de un epitelio plano estratificado con mayor grosor que la epidermis que las rodean, conocidos como domo táctil (Xiao *et al.*, 2014).

En la piel de primates desprovista de pelo, las terminaciones nerviosas se localizan en las crestas de las glándulas sudoríparas en la capa basal de la epidermis (Halata *et al.*, 2003).

A nivel ultraestructural, las células de Merkel tienen contactos sinápticos con las terminales nerviosas asociadas de neuronas pseudounipolares del ganglio craneoespinal. La función de un mecanorreceptor es convertir los estímulos mecánicos en potenciales de acción nervioso (Halata *et al.*, 2003).

Recientemente se han identificado los mecanismos moleculares de la mecanotransducción en las CM epidermales y las funciones desconocidas, hasta el momento, en dichas células con relación al tacto por medio de un modelo de sitio de doble receptor de transducción mecanosensorial (Nakatani *et al.*, 2015).

Las células de Merkel son células que median la transducción mecanosensorial. La activación de los canales mecanosensitivos despolariza a las CM. La apertura de los canales de calcio activados por voltaje y la liberación de calcio inducida por calcio en las CM estimula la liberación de neurotransmisores (Nakatani *et al.*, 2015).

El domo táctil (*touch dome*) es una estructura epidermal especializada de la piel de los mamíferos que está compuesto de queratinocitos especializados y de células de Merkel neuroendócrinas. Gran parte de la investigación sobre la función de las CM se ha centrado en su papel en la mecanosensación, específicamente en el tacto ligero.

Los domos táctiles observados en la piel velluda de humano por microscopía de luz en cortes teñidos con hematoxilina-eosina se caracterizan por localizarse en epidermis de poco grosor con células claras, delimitadas por rebordes epidérmicos en la periferia. Se ha observado presencia de numerosas CE en la base de la epidermis domo táctil (Orime *et al.*, 2013). En fechas recientes, se ha propuesto que los queratinocitos del domo táctil son

los principales responsables de mantener la inervación del complejo neurita-célula Merkel (Doucet *et al.*, 2013).

Corpúsculos de Meissner

Los corpúsculos de Meissner son receptores del tacto sensibles a los estímulos de baja frecuencia, se localizan en las papilas dérmicas de la piel desprovista de pelo. Debido a esto son particularmente numerosos en zonas como los labios, las plantas de los pies, dedos, pezones y en los órganos genitales. Su estructura consta de una terminación nerviosa ramificada de forma helicoidal y está cubierto por una cápsula delgada de tejido conectivo. Se localizan en las papilas dérmicas por debajo de la membrana basal de la epidermis. En ellos se encuentran una o dos terminaciones amielínicas con trayectos espiralados. Tienen forma cilíndrica con extremos adelgazados y tienen una orientación perpendicular a la superficie cutánea. En el corpúsculo, los neurolemocitos (células de Schwann) forman varias capas que envuelven a los axones. En cortes histológicos teñidos con hematoxilina y eosina, los corpúsculos de Meissner tienen aspecto de una madeja de estambre trenzada en forma holgada debido a la forma que tienen los neurolemocitos (Ross y Pawlina, 2012).

Corpúsculos laminares de Pacini y de Ruffini

Ambos corpúsculos son mecanorreceptores encapsulados y se localizan en la porción más profunda de la dermis.

Los corpúsculos de Pacini son receptores fásicos para la presión profunda, el estiramiento, el prurito y la vibración. Son receptores que responden a la presión y a las vibraciones por medio del desplazamiento de las láminas capsulares, lo que ocasiona la despolarización del axón (Gartner y Hiatt, 2002). Tienen forma ovoide y se localizan en la dermis profunda y en la hipodermis (pulpejos de los dedos), en el tejido conjuntivo en general y también en asociación con las articulaciones, el periestio y las vísceras. Morfológicamente constan de una terminación nerviosa mielínica rodeada por una cápsula. La fibra nerviosa atraviesa la cápsula con su vaina de mielina intacta. La porción amielínica del axón está cubierta por láminas

aplanadas de neurolemocitos que constituye el núcleo del corpúsculo (Ross y Pawlina, 2012)

Los corpúsculos de Ruffini son los mecanorreceptores encapsulados de estructura más simples, constan de terminaciones nerviosas ramificadas que responden a fuerzas de tensión y son numerosos en la dermis de las plantas de los pies. Estos corpúsculos tienen aspecto fusiforme y miden de 1 a 2 μm de longitud. Histológicamente están constituidos por una cápsula delgada de tejido conectivo que encierra un espacio lleno de líquido. El componente nervioso es una sola fibra mielínica que perfora la cápsula y pierde su vaina de mielina y al final se ramifica en terminaciones axónicas que finalizan en una dilatación en forma de bulbo pequeño. Las terminaciones de los axones se entrelazan dentro de la cápsula y responden al desplazamiento mecánico de las fibras colágenas contiguas (Ross y Pawlina, 2012).

Bulbos de Krause

Es un corpúsculo encapsulado de forma esférica que se encuentra en las papilas dérmicas. Histológicamente está constituido por una fibra nerviosa amielínica que al entrar al corpúsculo se ramifica (Eynard, 2008). Los bulbos de Krause son corpúsculos táctiles localizados en el nivel profundo de la hipodermis en la piel, son muy parecidos a los corpúsculos de Pacini pero más pequeños y simplificados. Se encuentran en el tejido submucoso de la boca, la nariz, ojos, genitales, etc., de los cuales hay unos 260,000 extendidos por todo el cuerpo en los mamíferos. Los corpúsculos de Krause son bulbos encapsulados, su función principal es registrar la sensación de frío, fenómeno que se produce cuando entran en contacto con un cuerpo o un espacio que está a menor temperatura que la del cuerpo. La sensibilidad es variable según la región de la piel que se considere. Sin embargo, su función aún no se define con claridad (Eynard, 2008).

En la Tabla 5.2 se describen las principales terminaciones nerviosas de la piel, de los músculos estriados, de los tendones y de las cápsulas articulares; se incluyen las sensaciones que reciben, su tipo de adaptación y su ubicación.

Tabla 5.2. Características de las principales terminaciones nerviosas de la piel. Se incluyen también las terminaciones nerviosas en los husos musculares y los órganos tendinosos (Modificado de Ganong, 2010, p. 150).

Receptor	Sensación	Adaptación	Ubicación
Terminaciones nerviosas libres.	Tacto ligero (protopático o sensibilidad gruesa) calor frío, nocicepción (dolor).	Rápida (receptor fásico).	Alrededor de folículos pilosos de toda la piel.
Discos de Merkel.	Tacto sostenido (epicrítico o discriminatorio). Receptores fásicos.	Lenta (receptor tónico).	Estrato basal de la epidermis.
Receptores en folículos pilosos.	Contacto ligero, movimiento de los pelos.	Rápida (receptor fásico).	Alrededor de los folículos pilosos.
Corpúsculos táctiles de Meissner.	Cambios de textura, vibraciones lentas (tacto epicrítico o discriminatorio).	Rápida (receptor fásico).	Dermis superior (capa capilar). Puntas de los dedos, las palmas y los órganos genitales.
Bulbos terminales de Krause.	Similar a los corpúsculos táctiles de Meissner.	Lenta (receptor tónico).	Mucosas.
Corpúsculos laminares de Pacini.	Presión profunda, vibraciones lentas, estiramiento.	Rápida (receptor fásico).	Planos profundos en la dermis, cápsulas articulares, periostio, mamas, órganos genitales y algunas vísceras.
Corpúsculos bulbosos de Ruffini.	Estiramiento de la piel, presión continua, movimientos articulares.	Lenta (receptor tónico).	Zonas profundas de la dermis y de hipodermis, tejido subcutáneo y cápsulas articulares.
Husos musculares.	Estiramiento muscular (cinestesia). Propiocepción.	Lenta (receptor tónico).	Músculos estriados, cerca del tendón.
Órganos tendinosos de Golgi.	Tensión sobre los tendones (cinestesia). Propiocepción.	Lenta (receptor tónico).	Tendones.

En el siguiente capítulo se explica la ontogenia del sistema somatosensorial.

Capítulo 6

ONTOGENIA DEL SISTEMA SOMATOSENSORIAL

Introducción

El sistema somatosensorial decodifica una amplia gama de estímulos táctiles que permiten el reconocimiento de objetos, la discriminación de texturas, la retroalimentación sensorio-motriz y el intercambio social (Abraira y Ginty, 2013).

La formación del sistema somatosensorial desde la porción más periférica representada por los receptores sensoriales hasta las áreas subcorticales y corticales involucradas en el análisis de la información, tiene distintos tiempos de desarrollo y responde a estímulos específicos, muchos de ellos todavía desconocidos.

La ontogenia hace referencia al desarrollo embrionario de las estructuras en las diferentes etapas. La primera fase se inicia con la fecundación y formación del cigoto, que a través de la mitosis inicia su segmentación, fase llamada embriogénesis para continuar con la organogénesis (Hall, 2011; Sadler, 2012).

El Sistema Nervioso (SN) inicia su formación en la tercera semana de gestación, tiene su origen en la capa germinal ectodérmica que da origen, primero, a las células de la cresta neural, las cuales contribuyen a la formación del Sistema Nervioso Periférico (SNP): células de Schwann, algunas neuronas, células gliales, sistema nervioso simpático y parasimpático; segundo, al neuroectodermo del que se origina el tubo neural y se forma el Sistema Nervioso Central (SNC), de él se derivan el cerebro, la médula espinal, algunas neuronas, los oligodendrocitos, los astrocitos y las motoneuronas; y tercero, el ectodermo anterior a la placa neural o ectodermo no neural donde se originan las placodas craneales, las cuales forman los órganos sensoriales especializados y los ganglios de algunos pares craneales (Sadler, 2012).

La formación del tubo neural se inicia con la neurulación, comienza con la elevación de los bordes laterales para formar los pliegues neurales, la región central se deprime para formar el surco neural. La línea media en su parte anterior inicia a fusionarse a nivel de la 4ª o 5ª somita, al completar su fusión quedan los neuroporos anterior y posterior que se cierran entre el día 25 y 28 de gestación. La parte posterior formará la médula espinal y la parte anterior formará las vesículas encefálicas (Hall, 2011). Esto corresponde al desarrollo del eje antero-posterior (Figura 6.1).

Las células de los bordes laterales forman las crestas del neuroectodermo y se extienden a lo largo del tubo neural, sufren una transición epitelio mesenquimatosa, parte de ellas migran, siguen una vía dorsal a través de la dermis y forman los melanocitos y los folículos pilosos de la piel. Las células que siguen una vía lateral y ventral a través de la mitad anterior de cada somita, se convertirán en ganglios sensitivos, neuronas simpáticas y entéricas, células de Schwann y células de la médula suprarrenal. Otras células contribuyen a la formación del esqueleto craneofacial, los ganglios craneales y las células gliales (Hall, 2011). Esto corresponde al desarrollo del eje dorso-ventral (Figura 6.2).

Como ya se mencionó, las células que migran lateralmente van a originar los ganglios sensitivos (ganglios de la raíz dorsal) de los nervios raquídeos, estas neuronas son las neuronas sensoriales primarias.

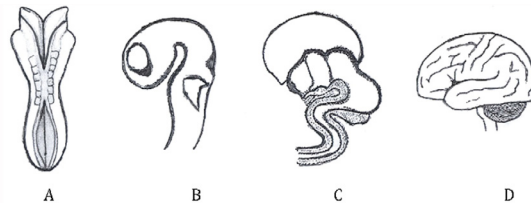


Figura 6.1. Desarrollo del eje antero-posterior. A. Día 22. El tubo neural empieza a cerrarse a nivel de la 4ª somita. B. Día 32. Las vesículas cerebrales se dividen en telencéfalo, diencéfalo, mesencéfalo, metencéfalo y mielencéfalo. C. 7ª semana. Se observan los hemisferios cerebrales, el epítalamo, tálamo e hipotálamo, cerebelo y mesencéfalo. D. 7 a 9 meses. Se observa el desarrollo de circunvoluciones y surcos en la superficie lateral del hemisferio cerebral. (Figuras B y D, modificadas de Sadler, 2012; figura C, modificada de Moore, 2008).

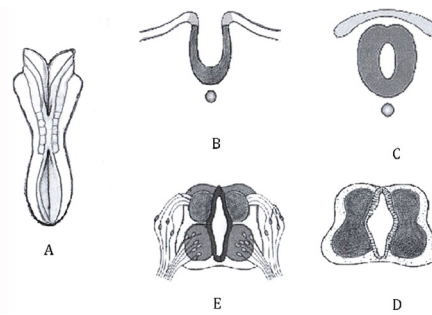


Figura 6.2. Desarrollo del eje dorso-ventral. A. Día 22. El tubo neural empieza a cerrarse a nivel de la 4ª somita. B. Corte sagital. El tubo neural empieza a cerrarse. C. Formación del tubo neural y de las crestas neurales de las cuales se derivan los ganglios raquídeos. D. Formación de las astas dorsales (sensitivas), ventrales (motoras) y la columna intermedia. E. Se observa la emergencia de axones de los ganglios raquídeos hacia las astas anterior y posterior de la médula espinal. Figura C modificada de Sadler, 2012; figuras B y D modificadas de Moore, 2008.

Los neuroblastos localizados en los ganglios sensitivos forman dos prolongaciones axonales que crecen en direcciones opuestas, las que crecen centralmente penetran en la parte posterior del tubo neural. En la médula espinal, terminan en el asta dorsal o ascienden a través de la capa marginal hasta centros cerebrales superiores. Estas prolongaciones se conocen en conjunto como la raíz sensitiva dorsal del nervio raquídeo.

Las prolongaciones periféricas se unen a fibras de las raíces motoras ventrales y participan en la formación del tronco del nervio raquídeo, estas fibras terminan en los órganos receptores sensitivos esto ocurre alrededor de la 4ª semana.

En el momento de la migración inicial del epitelio neural todas las células de la cresta neural se parecen y tienen multipotencialidad, el entorno específico a través del cual migran es importante en la determinación del destino celular (células de Schwann, ganglios simpáticos, médula adrenal o espacios sub-ectodérmicas). Esta cualidad disminuye progresivamente a medida que las células emergen de los márgenes de la placa neural y se dispersan en la periferia (Davies *et al.*, 1990).

6.1 Formación de los nervios raquídeos

Las raíces de los nervios dorsales se forman como conjunto de fibras que se originan a partir de las células en los ganglios de la raíz dorsal. Las prolongaciones centrales de estos ganglios forman haces que se introducen en la médula espinal (Sadler, 2012).

Durante el tercer mes de desarrollo, la médula espinal se extiende en toda la longitud del embrión y los nervios raquídeos pasan a través de los agujeros intervertebrales en el mismo nivel en donde se originan.

Las regiones dorsal y ventral de la médula espinal en desarrollo dependen de gradientes de los factores de concentración *B*, secretados en el tubo neural y el factor *sonic hedgehog* secretado por la notocorda y la placa del piso del tubo neural. Estos gradientes activan factores de transcripción que regulan la diferenciación entre neuronas sensitivas y motoras (Sadler, 2012).

6.2 Formación periférica hacia los receptores sensoriales

El sistema somatosensorial es multimodal, sobre la base del estímulo que codifican los receptores sensoriales somáticos son nociceptores (mecánicos, de calor y polimodales), termorreceptores (frío y calor) y mecanorreceptores (de adaptación rápida, Meissner y de Pacini; de adaptación lenta, Merkel y corpúsculos de Ruffini). La propiocepción es detectada a través de mecano-receptores ubicados en el huso muscular y las cápsulas articulares principalmente (Cardinali, 2007).

Como se indicó, las neuronas del ganglio de la raíz dorsal tienen su origen en la cresta neural, la cresta genera tres distintas oleadas migratorias neuronales. La mayoría de las neuronas del ganglio de la raíz dorsal se derivan de la segunda oleada migratoria, mientras que en la primera y la tercera se observa división celular limitada. En cada ola de migración, la neurogénesis da lugar a poblaciones únicas de neuronas, en la primera, da lugar a las neuronas mecanorreceptoras y las neuronas propioceptivas; en la segunda, se producen todos los demás tipos de neuronas sensoriales, y en la tercera se originan las nociceptoras y las células gliales (Reed-Geaghan y Maricich, 2011).

A lo largo de la migración, todas las neuronas expresan diferentes factores transcripcionales contenidos en los genes, estos factores van a permitir que lleguen a sus diferentes destinos neuronales sensoriales. Un grupo de moléculas llamado neurotrofinas, que promueven la supervivencia neuronal, se expresan en las áreas objetivo de las neuronas sensoriales. Estas neurotrofinas también están involucradas con la diferenciación neuronal y en el crecimiento axonal (Wang *et al.*, 2013).

Inicialmente, las neuronas del ganglio de la raíz dorsal se generan en exceso a medida que inervan sus objetivos los axones se encuentran con cantidades limitadas de factores de crecimiento y compiten por la supervivencia. Las neuronas que compiten con éxito y sobreviven son a las que se unen las neurotrofinas, induciendo la expresión antiapoptótica y los genes pro-supervivencia.

Los axones de las neuronas de todos los subtipos sensoriales se unen a los receptores específicos ubicados en la piel. La distancia que tienen que crecer para alcanzar sus objetivos en la periferia varía notablemente entre los diferentes ganglios sensoriales, algunos de los axones crecen diez veces más que los axones ganglionares vestibulares (Davies *et al.*, 1990). Se ha sugerido que la piel produce un atrayente de largo alcance que podría guiar a los axones sensoriales hacia los receptores, el cual aún no se ha identificado (Wang *et al.*, 2013).

Existe una relación directa entre la tasa de crecimiento y la distancia al objetivo, mientras más lejos el objetivo, más rápido el crecimiento de los axones. Los axones sensoriales cutáneos que emergen del ganglio de la raíz dorsal crecen hacia la piel objetivo a lo largo de un conjunto estereotipado de vías y establecen su dermatoma en una ubicación precisa, trazando un patrón típico de los principales troncos nerviosos y ramas hasta llegar a hacer sinapsis con el receptor sensorial periférico (Davies *et al.*, 1990).

El dermatoma representa la porción dorsal de cada somita que forma la dermis de la piel, los dermatomas están segmentados e inervados por nervios raquídeos procedentes de los segmentos donde se originan. Este patrón segmentario se conserva mientras migran por todo el cuerpo. Cada región que ocupan de la piel también se denomina dermatoma y está iner-

vada por el mismo nervio raquídeo que originalmente inervaba la región dermatómica del somita (Cardinali, 2007). Las vías nerviosas se mielinizan en el momento en que empiezan a ser funcionales (Moore y Persaud, 2007).

De 20 a 80% de las neuronas generadas en los ganglios sensoriales mueren poco después de que inervan a sus objetivos. Una función importante de la muerte neuronal es ajustar el número de neuronas a las necesidades de las áreas que van a inervar, con mayor o menor número de receptores sensoriales en los campos periféricos (Davies *et al.*, 1990).

El origen de los receptores sensoriales no está dilucidado, se desconoce cuál es el mecanismo biológico de su formación, existen dos posibilidades que se originen en la cresta neural y que posteriormente migren o que tengan un origen epidérmico. Los receptores de Merkel que están localizados en la capa basal de la epidermis, se observan ya presentes desde la 8ª o 9ª semana del embrión. Están presentes antes de la entrada de las fibras nerviosas y los contactos entre ellas se dan principalmente en la etapa posnatal (Saxod, 1996).

6.3 Formación de estructuras centrales

En la 5ª semana de desarrollo embriológico hay diez pares de somitas, a nivel del cuarto par, se localiza la parte cervical de la médula espinal, las dos terceras partes cefálicas del tubo neural darán origen a las vesículas cerebrales primarias (prosencefalo, mesencefalo y el rombencefalo) y el tercio caudal a la médula espinal.

Con el sucesivo desarrollo anteroposterior del embrión, el prosencefalo da origen a dos vesículas, el telencefalo y el diencefalo. El telencefalo comprende una parte media y dos porciones laterales, las vesículas telencefálicas laterales crecen para formar los hemisferios cerebrales, la parte media se cierra en su parte anterior. El diencefalo presenta cuatro pequeños divertículos, dos laterales que formarán las vesículas ópticas, uno dorsal que forma el cuerpo pineal y uno ventral, el infundíbulo, que forma la neurohipófisis.

El mesencéfalo no se modifica y el romboencéfalo origina el metencéfalo que se convierte en la protuberancia y el cerebelo, el mielencéfalo se convertirá en el bulbo raquídeo (Moore, y Persaud, 2007; Sadler, 2007).

El eje de desarrollo dorsoventral es clave para la diferenciación de los tipos neuronales, según las señales moleculares que recibe cada zona del tubo neural es su especificación celular. La parte más dorsal del tubo neural se especializa en desarrollar neuronas sensoriales, mientras que la porción ventral se encarga de las neuronas motoras (Bayona, 2012).

Inicialmente el tubo neural es una capa de epitelio neurogerminal, es decir, es una capa gruesa compuesta por células madre neurales. Estas células inicialmente se dividen hasta que llega un punto donde ya no lo hacen, posteriormente, migran del tubo neural y se diferencian en neuronas o células gliales. Esta división celular se hace de forma vertical. Ello genera que una célula hija quede cerca de la luz del tubo y la otra hacia la superficie externa desde donde migran fácilmente. A medida que continúa la división celular, las células hijas que van quedando forman una zona de manto o intermedia, la capa germinal se convierte en zona ventricular y posteriormente en el epéndimo. Las células de la zona intermedia se pueden diferenciar en neuronas y glías.

En este momento del desarrollo, las neuronas se conectan entre ellas y envían sus axones fuera de la luz del tubo, haciendo de la zona marginal una zona pobre de células. Posteriormente, las células gliales cubren los axones de la zona marginal con vainas de mielina, que dan una apariencia blancuzca. Por esta razón, la zona intermedia que contiene los cuerpos neuronales es llamada *sustancia gris*, y la capa marginal axonal, *sustancia blanca*. La organización de estas tres capas se mantiene durante el desarrollo, la zona intermedia asume una forma de mariposa rodeada de materia blanca y se forma una fisura longitudinal, el surco limitante, que divide al tubo en mitad dorsal y mitad ventral.

En el cerebro las tres capas iniciales del tubo neural son modificadas. Algunos neuroblastos de la zona intermedia migran a través de la materia blanca para formar una segunda zona de neuronas en la superficie externa del cerebro llamada neocorteza (sustancia gris). Esta se estratifica en seis

capas de cuerpos neuronales con diferencias funcionales. Adicionalmente, la corteza cerebral se organiza horizontalmente en más de 40 regiones que regulan anatómica y funcionalmente diferentes procesos (Bayona, 2012).

El área cortical somatosensorial primaria (SI) tiene cuatro áreas identificables por su citoarquitectura (Áreas de Brodmann 1, 2, 3a y 3b), las áreas secundarias (SII) corresponden a la región preinsular del Área 2 de Brodmann, ambas áreas ocupan la porción central postrolándica en ambos hemisferios cerebrales (Cardinali, 2007).

La corteza somatosensorial –al igual que las demás áreas corticales sensoriales– tiene una organización columnar que responde transversalmente a una sola submodalidad táctil (Cardinali, 2007).

Una característica de los mapas sensoriales en el neocórtex es el patrón de elementos sinápticos previos y posteriores que replican una característica específica de la periferia sensorial, existiendo una somatotopía estricta (Cardinali, 2007). La somatotopía es observada en varias especies e isomorfias a las del humano (Eickhoff *et al.*, 2007).

De acuerdo con Toda *et al.* (2013), los mecanismos subyacentes a la formación de patrones espaciales de los mapas sensoriales han sido ampliamente investigados, pero los que desencadenan la formación de estos mapas sensoriales durante el desarrollo son desconocidos. Se ha demostrado en otras especies que la formación de los mapas está relacionado con la disminución de serotonina en el cerebro, principalmente después del nacimiento.

Los mapas sensoriales en la corteza somatosensorial principalmente de SI son altamente plásticos durante el desarrollo y en la etapa adulta, ya que se modifican de forma adaptativa para reflejar la experiencia y el aprendizaje reciente (Feldman y Brecht, 2005).

El tallo encefálico –formado por el tallo cerebral, el bulbo raquídeo y el mesencéfalo– es continuación directa de la médula espinal y tiene organización similar a ella, por lo que se encuentran las placas basales (motoras) y alares (sensitivas) a lo largo de los diferentes niveles de organización (Cardinali, 2007).

6.4 Sistemas de neurotransmisión

Flores-Cruz y Escobar (2012) refieren la existencia de organizadores que inducen tanto la diferenciación como la formación de patrones en tejidos o campos celulares indiferenciados, indispensables para la especificación de los linajes celulares.

La especificación del eje dorsoventral se establece gracias a la secreción del morfógeno *sonic hedgehog* (shh) por la notocorda y el mesodermo dorsal, inducida por los factores de transcripción Goosecoid y HNF-3 β .

El patrón anteroposterior se establece mediante una compleja interacción de genes que construyen el centro organizador del istmo u organizador mesencefálico-rombencefálico. Este organizador del istmo provee una interfase de moléculas de señalización que funcionan como señales asimétricas relacionadas con el establecimiento del eje antero-posterior.

Tanto para el sistema nervioso, en general, como para el sistema somatosensorial en especial, la neurotransmisión neuronal representa el gatillo a través del cual se inician y se modulan muchos procesos. Los sistemas glutamatérgico, gabérgico, glicinérgico, colinérgico y noradrenérgico regulan eventos que van desde la neurogénesis, diferenciación de las neuronas, agregación en núcleos, aparición de un primitivo árbol dendrítico, formación primaria de vías, formación selectiva de vías, formación de campos terminales, migración cortical (radial y tangencial) hasta la maduración del sistema en general (Flores-Cruz, y Escobar, 2012).

En el siguiente capítulo se describen los dermatomas en diferentes especies animales y el humano.

Capítulo 7

DERMATOMAS

Introducción

Un dermatoma se define como el área cutánea (bilateral) inervada por las ramas izquierda y derecha de un nervio espinal. También se define como el área cutánea inervada por una sola raíz posterior (dorsal) y su ganglio o un segmento de la médula espinal, o como el tejido derivado de una somita que forma parte de la dermis. El dermatoma es un concepto fundamental en anatomía humana y veterinaria por su importancia en la aplicación clínica, ya que en neurología y ortopedia es un factor clave en el diagnóstico clínico de radiculopatías o en la evaluación de la severidad del daño a la médula espinal. En anestesiología, los dermatomas se evalúan para determinar los límites sensoriales de la anestesia regional, por ejemplo, la administrada previamente a la cirugía de cesárea (Lee, Mcphee y Stringer, 2008).

7.1 Origen de los dermatomas en el desarrollo embrionario

En el desarrollo embrionario, las somitas se originan a partir del mesodermo y cada una de ellas se diferenciará en tres estructuras, el esclerotoma, origen de las vértebras, costillas y huesos de la base del cráneo; el dermatoma, origen de la dermis de la piel; y el miotoma, origen de los músculos esqueléticos del cuerpo (Fletcher y Weber, 2013). En la figura 7.1 se puede observar la formación de las somitas durante el desarrollo embrionario, y en la figura 7.2, las estructuras que se forman a partir de una somita.

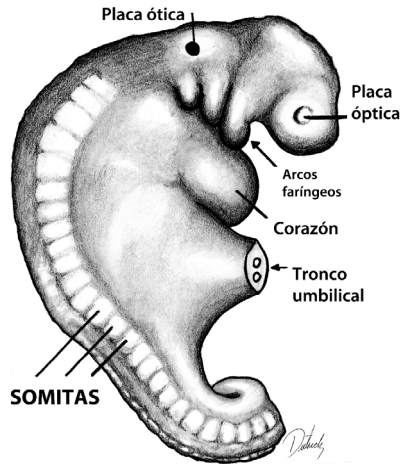


Figura 7.1. Formación de las somitas en el desarrollo embrionario. Modificado de Fletcher y Weber, 2013.

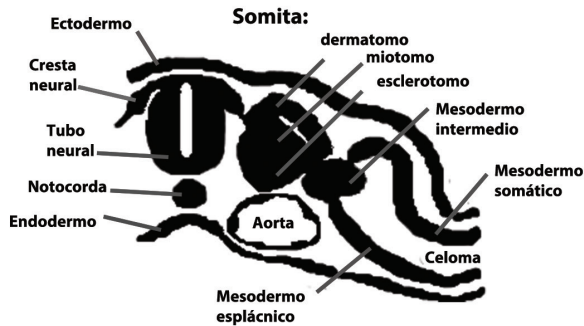


Figura 7.2. Regiones del mesodermo. Se observan las estructuras que se forman a partir de una somita. Modificado de Fletcher y Weber, 2013.

Como cada región del dermatoma se deriva de una sola somita, en consecuencia, es inervada por un solo nervio espinal en cada lado del cuerpo (Fletcher y Clarkson, 2010).

En el desarrollo embrionario temprano, los nervios hacen conexión con los miotomas y dermatomas adyacentes, estableciendo un patrón de iner-

vación segmental. Conforme las células de un miotoma/dermatoma migran para asumir su posición en el adulto, la inervación del segmento debe seguir las para mantener su conexión con el órgano blanco (músculo o piel, respectivamente). Sin embargo, los dermatomas adyacentes se sobreponen, por lo que cada región de la piel se inerva por 2 o 3 nervios espinales (Fletcher y Weber, 2013).

7.2 Desarrollo de los dermatomas

El desarrollo de los dermatomas ocurre en dos etapas consecutivas. Los axones de las células sensoriales de la piel deben crecer a través del miembro para alcanzar la piel, y entonces ramificarse dentro de la piel para establecer el dermatoma. En este proceso se producen pocos errores de proyección de los axones dentro del miembro o en la piel.

Los axones no crecen hacia la región de piel más cercana disponible en dirección rostrocaudal, con los axones dirigidos hacia distal y lejos de la línea media dorsal por los movimientos de la piel. De hecho, se ha observado que los axones crecen por largas distancias dentro del miembro antes de contactar la periferia, como en el caso de las raíces lumbares 4-6 que evitan la piel del muslo para llegar, o con evidencia de que la piel ya no migra distalmente en el miembro después de hacer contacto con los axones sensitivos (Scotty, 1982).

Algunos autores han sugerido que cada ganglio de la raíz dorsal inerva la piel que se deriva embriológicamente del mismo nivel de segmento, lo que implica que la piel de los segmentos LS 4-6 migra a la región de la tibia y el pie en fases tempranas del desarrollo, antes de que su inervación sea establecida. Una vez que el axón sensorial contacta la piel, se ramifica dentro de la correcta región de piel y no crece sobre regiones inadecuadas. El mecanismo que determina los límites del dermatoma se desconoce, aunque se menciona que los axones sensoriales en desarrollo están acoplados de manera específica para crecer dentro de una región específica de piel, quizás la piel derivada del mismo nivel de segmento (Cole, Lesswing y Cole, 1968).

También se menciona que los bordes pueden estar situados por competencia entre los axones en crecimiento, en este sentido, los dermatomas que se sobrepone de manera extensa se derivan de axones que viajan juntos en un mismo tronco nervioso (como el cutáneo femoral lateral). La competencia entre axones que viajan en el mismo tronco nervioso podría distribuir los extremos de manera uniforme dentro del dermatoma más que establecer los bordes. Los axones que viajan en troncos nerviosos invaden la piel en puntos muy separados extendiéndose hasta que encuentran otros campos y compiten por la piel para establecer los límites entre los dermatomas sin que se requiera un acoplamiento selectivo entre los nervios sensoriales y la piel (Davis y Constantine-Paton, 1981).

7.3 Bases anatómicas y fisiológicas de los dermatomas

La interacción con el mundo externo ocurre a través de estructuras neurales especializadas llamadas receptores sensoriales. La piel tiene tres tipos generales de receptores: mecanorreceptores, termorreceptores y nociceptores. Los mecanorreceptores son altamente sensibles al estiramiento y presión de la piel o al movimiento de los pelos; los termorreceptores median las sensaciones de frío o calor, y los nociceptores detectan y transmiten estímulos de gran intensidad que son potencialmente dañinos para el organismo (sensación de dolor). Cuando se aplica un estímulo de suficiente intensidad a cualquiera de estos receptores, se genera un impulso nervioso (potencial de acción) que es conducido a lo largo de la fibra aferente primaria del nervio hasta el Sistema Nervioso Central (SNC). En el caso de los receptores cutáneos, sus fibras aferentes se fusionan para formar nervios cutáneos periféricos, muchos de los cuales reciben un nombre específico. Los nervios cutáneos pueden unirse a nervios musculares periféricos para formar nervios mixtos, o a otro tipo de fibras aferentes y musculares cercanas a la columna vertebral para formar nervios espinales. A partir de estos nervios espinales, las fibras cutáneas aferentes continúan su trayecto hacia la médula espinal a través de las raíces dorsales de los nervios espinales. Las fibras aferentes constituyen la mayoría de los nervios de los miembros torácico y pélvico que entran a la médula espinal a través de dos (segmentos torácicos) o hasta cuatro (segmentos pélvicos) nervios espinales. Ya dentro de la médula espinal, las fibras cutáneas aferentes forman

ramas que se extienden craneal (ascendentes) y caudalmente (descendentes) por algunos segmentos de la médula espinal. Al mismo tiempo, colateralmente desde las ramas ascendentes y descendentes, las fibras cutáneas aferentes establecen dos tipos de conexiones: sinapsis colaterales con interneuronas que influyen a neuronas motoras bajas (para la formación de arcos reflejos como el de retirada), y otras sinapsis colaterales con interneuronas para formar vías ascendentes desde las cuales algunas transmitirán las señales “información” hasta la corteza cerebral para generar la percepción consciente de los estímulos cutáneos. En resumen, las fibras aferentes cutáneas regulan tanto los reflejos cutáneos como la percepción consciente de la sensación cutánea (Bailey y Kitchell, 1987).

La médula espinal se encuentra dentro del canal vertebral y se extiende desde el límite caudal del tronco del encéfalo en el foramen magno hasta las vértebras lumbares caudales; por ejemplo, termina en la sexta vértebra lumbar en la mayoría de los perros y en la lumbar siete en los gatos. La médula se divide en segmentos, encontrándose en el perro y el gato: 8 cervicales (C1-C8), 13 torácicos (T1-T13), 7 lumbares (L1-L7), 3 sacros (S1-S3) y un número variable de segmentos caudales (Sharp y Wheeler, 2006).

Como ya se mencionó, a partir de cada segmento medular se derivan ramos dorsales y ventrales; y de cada ramo dorsal emerge una rama medial que inerva los músculos epiaxiales del tronco y una rama lateral que inerva la piel, definiendo los dermatomas. La zona de inervación de los primeros nervios cervicales se extiende por la región caudal de la cabeza, además de inervar la piel dorsal del cuello. Aquellos nervios que se encuentran a cada lado de la articulación cérvico-torácica inervan la piel dorsal del hombro; y los que se ubican en las regiones torácicas media y caudal, así como en la lumbar inervan áreas cada vez más grandes de la piel de la pared del tórax y el flanco. Las zonas de inervación de los nervios sacros están más restringidas (Dyce, Sack y Wensing, 2012).

El área total inervada por un nervio cutáneo determinado se denomina área cutánea (AC) del nervio (Figura 7.3). Sin embargo, dentro de una típica AC existen dos zonas, la zona traslapada (ZT) y la zona autónoma (ZA). La zona traslapada se localiza en la periferia del AC y es el área donde se sobreponen las AC adyacentes; en consecuencia, una zona traslapada se

encuentra inervada por dos o más nervios cutáneos. La zona autónoma se localiza en el centro del AC y corresponde al área de piel que se inerva exclusivamente por un nervio cutáneo determinado (Bailey y Kitchell, 1987).

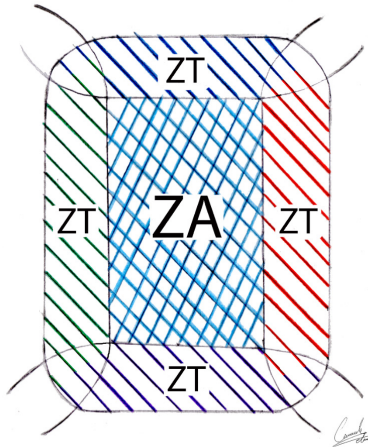


Figura 7.3. El área cutánea (AC) de un nervio hipotético se muestra delimitada por una línea sólida. Las zonas cutáneas adyacentes se encuentran representadas parcialmente. Las zonas traslapadas (ZT) existen en las regiones donde se sobreponen dos o más áreas cutáneas adyacentes. La porción central de un AC inervada por un solo nervio se denomina zona autónoma (ZA). Modificado de Bailey y Kitchell, 1987.

7.4 Métodos para la determinación de las áreas cutáneas de un nervio y establecimiento de los dermatomas

Para estudiar las sensaciones y determinar las AC se utilizan métodos anatómicos, conductuales y técnicas electrofisiológicas. Las técnicas anatómicas incluyen la disección y la detección histológica de axones degenerados después de la sección de nervios específicos; sin embargo, estas técnicas se ven limitadas por la dificultad de seguir fibras pequeñas en los límites de un AC. Entre los métodos conductuales se encuentra la sección quirúrgica de un nervio cutáneo específico y posteriormente observar la respuesta del animal ante la estimulación de la piel. Dentro de estos métodos existen dos tipos de técnicas para definir el AC: 1) la técnica del “área de anestesia” en la que se secciona un nervio cutáneo y se mapean los bordes de la superficie de piel denervada (anestesiada) para definir la ZA; y 2) la técnica del “área de sensibilidad remanente”, en la que se seccionan los nervios cutáneos que inervan la piel que rodea el AC de interés para definir sus límites. Es importante considerar que, en estos métodos, los animales pueden no responder de manera homogénea y confiable a los estímulos no dolorosos; asimismo, aun cuando exista respuesta a los estímulos dolorosos, ésta pue-

de verse alterada por patrones conductuales. Además, no se pueden mapear dos AC adyacentes en el mismo animal, por lo que se requiere usar un gran número de animales para definir el AC de una región grande del cuerpo (Bailey y Kitchell, 1987).

Con la intención de solventar estas limitaciones, se han utilizado técnicas electrofisiológicas para determinar las áreas inervadas por los nervios cutáneos en investigaciones realizadas en animales como el perro, el gato, la cabra, el borrego y el caballo (Whalen y Kitchell, 1983; Kitchell, Canton, Johnson *et al.*, 1982; Kirk, Kitchell y Johnson, 1985; Blythe y Kitchell, 1982). En estos trabajos se expuso quirúrgicamente un nervio cutáneo y mediante electrodos se registraron los potenciales de acción evocados mediante el estímulo de los mecanorreceptores del folículo piloso al mover los pelos con un pincel pequeño, determinando así los márgenes del área dentro de la cual los folículos responden al movimiento.

7.5 Principios básicos de la organización de los dermatomas

La organización segmentaria de los dermatomas se ha estudiado por medio de diferentes técnicas, como los registros electrofisiológicos a partir de fibras aferentes cutáneas o lesiones selectivas para evaluar la zona de sensibilidad remanente. A través de estas técnicas se han definido varios principios básicos de la organización de los dermatomas que establecen que (Mortin y Stein, 1990):

1. Cada raíz dorsal inerva una región continua de la periferia.
2. Las raíces dorsales adyacentes inervan regiones que se sobreponen entre sí. Se han descrito hasta cuatro segmentos de sobreposición en el gato, dos segmentos en el mono, dos a cuatro en el perro, hasta cuatro en el mapache y el coatí, y cuatro en el humano.
3. Existe una progresión regular y continua de los dermatomas parcialmente sobrepuestos sobre la superficie del cuerpo.
4. Los dermatomas de los hemisegmentos opuestos de la médula espinal corresponden y se sobreponen mínimamente a nivel de la línea media dorsal y ventral.
5. La región craneal de los miembros está cubierta por raíces dorsales más craneales que la región caudal del miembro.

6. La densidad de la inervación es mayor en el centro de un dermatoma que en sus límites periféricos.
7. El dermatoma de cada raíz dorsal tiene forma y localización característica para los individuos de una misma especie. Los dermatomas tienen una forma más compleja en los miembros que en el tronco, y no necesariamente se sobreponen a los músculos inervados por el mismo segmento espinal (Scotty, 1982).
8. Entre más alto esté la especie de vertebrado en la escala filogenética, más marcado será el cambio o la modificación del dermatoma, la forma más primitiva de dermatoma es en forma de banda, como en los vertebrados inferiores como los pleuronéctidos. En vertebrados más evolucionados como el sapo, se conserva la forma de banda en el tronco; sin embargo, sus formas son más complicadas en el miembro pélvico (Yamamoto y Yamauchi, 1960).

7.6 Descripción de las áreas cutáneas y límites anatómicos de los dermatomas en algunas de las especies

Dermatomas en la rana

La rana toro (*Rana catesbeiana*) posee 11 pares de raíces dorsales pero el primero sólo existe durante la vida fetal; en consecuencia, sólo las raíces dorsales del segundo al onceavo par participan en la inervación sensorial de la médula espinal.

En la rana toro se estudiaron las respuestas táctiles de los dermatomas por medio de la técnica de los potenciales evocados. El estímulo se dio manualmente mediante el toque ligero con la punta de una varilla de vidrio pequeña y se registró la superficie inervada por cada dermatoma. En la figura 7.4 se muestra el mapa de los dermatomas cutáneos resultante. A continuación, se describen los límites para cada uno de los pares de raíces dorsales espinales (Yamamoto y Yamauchi, 1960).

- La sobreposición de los dermatomas de las raíces adyacentes es considerable.
- El tronco está inervado por las raíces de la segunda a la séptima, excepto la tercera. La sobreposición de la inervación es más mar-

cada que en el miembro pélvico. La parte más craneal del tronco se sobrepone con la inervación del nervio vago, la cual se extiende hasta la piel de la región de la segunda y cuarta raíz dorsal y parcialmente de la quinta.

- El miembro anterior está inervado exclusivamente por la tercera raíz dorsal, la cual no participa en la inervación del tronco.
- La parte rostral de la cabeza está inervada por el nervio trigémino, su inervación se extiende hasta la parte caudal de la cabeza y se sobrepone a la inervación del vago.
- La inervación cutánea del vago es muy extensa, la parte central forma una banda a nivel de la membrana auditiva, cubriendo hasta la zona del hombro, sobreponiéndose a las áreas de la segunda, cuarta y quinta raíces espinales dorsales.
- La piel del miembro posterior está inervada por las últimas cuatro raíces dorsales.
- La raíz VIII inerva la cara preaxial del muslo y la rodilla. La superposición de la inervación es más evidente en las áreas alrededor del ano y en la parte más distal del miembro posterior. La raíz IX inerva la totalidad de la pata y la región preaxial de la pierna y la rodilla. La raíz X inerva el área en la cara postaxial del muslo y la pierna, así como la totalidad de la pata, además se sobrepone a la inervación de la raíz XI en la región del ano.

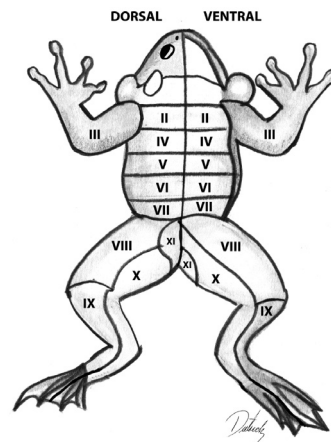


Figura 7.4. Mapa de los dermatomas en la rana toro. Se muestran las regiones dorsal y ventral de la superficie cutánea inervadas por las raíces espinales dorsales II a XI. Modificado de Yamamoto y Yamauchi, 1960.

Dermatomas en la tortuga de orejas rojas (*Pseudemys scripta elegans*)

La tortuga posee receptores cutáneos en la piel y el caparazón, los cuales se conectan con los nervios aferentes que inervan cada dermatoma y que entran a su correspondiente segmento en la médula espinal.

La médula espinal de la tortuga consta de 8 segmentos cervicales (C1-C8), 10 segmentos dorsales (D1-D10, equivalentes a los segmentos torácicos y lumbares de los mamíferos), 2 segmentos sacros (S1, S2) y alrededor de 16 segmentos caudales (Ca1-Ca16). El engrosamiento de la médula a nivel del miembro pélvico, que contiene los cuerpos de las neuronas motoras que inervan la musculatura del miembro pélvico, está conformado por cinco segmentos (D8-D10, S1 y S2) (Mortin y Stein, 1990).

Los dermatomas cutáneos de la tortuga de orejas rojas se identificaron por medio de secciones sucesivas de la médula espinal y mapeo de la zona de sensibilidad remanente mediante la respuesta conductual motora (movimiento de miembros) o la respuesta sensorial (registros electroneurográficos de los nervios cutáneos) ante la estimulación mecánica de regiones específicas del caparazón o de la piel con una varilla de vidrio de punta fina y lisa. En la figura 7.5 se muestran los dermatomas cutáneos de la superficie lateral derecha de la tortuga. En esta especie, se observó una superposición de la inervación de los dermatomas de aproximadamente un tercio con el dermatoma craneal y un tercio con el caudal, dejando un tercio central inervado por un solo nervio. Los límites de los dermatomas que inerva cada raíz dorsal se describen a continuación. Dentro de la región dorsal, cada uno de los segmentos de D3 a D8, inerva una región de la periferia directamente lateral a la localización de su raíz dorsal, y se superponen con los segmentos adyacentes aproximadamente un tercio de su superficie. Los dermatomas van reduciendo de tamaño del segmento D5 al D8 (Mortin y Stein, 1990).

- D3-D6. Estas raíces dorsales espinales inervan regiones adyacentes y se superponen parcialmente en la región del puente del caparazón (región de unión entre el caparazón y el plastrón).

- D6. Esta raíz dorsal inerva la zona de transición hacia el saco rostral (el saco rostral comprende la región caudal al puente y craneal al miembro pélvico).
- D6-D8. Inervan porciones del caparazón y de la piel caudal al puente y craneal al miembro pélvico, es decir, cubren la totalidad del saco rostral. Cadera.
- D8. Este segmento inerva la mitad caudal del escudo femoral y la porción craneal del escudo anal.
- D8 y D9. Su superficie se sobrepone con los dermatomas de S1 y S2.
- D8 y Ca1. En la región ventral a la cadera, inervan regiones adyacentes y parcialmente sobrepuestas que pertenecen a la zona de transición hacia el saco caudal (el saco caudal va de la región caudal al miembro pélvico hasta la base de la cola).
- D9 o S1 (en ocasiones ambos). Presentan una sección dorsal pequeña de inervación, justo por encima de la cadera.
- D10. No se observó inervación hacia alguna región del caparazón por encima de la cadera.
- Ca1. Segmento que inerva la porción craneal del escudo anal. Los segmentos más caudales inervan la porción caudal del escudo anal y la piel de la cola.

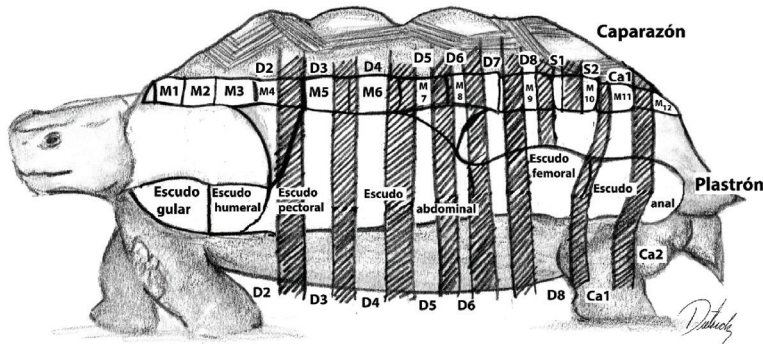


Figura 7.5. Mapa de los dermatomas cutáneos de la superficie lateral derecha en la tortuga. D2 a Ca2: Regiones inervadas por cada uno de los segmentos medulares; las zonas con líneas transversales representan la sobreposición de los dermatomas contiguos. M1-M12: escudos laterales del caparazón. Modificado de Mortin y Stein, 1990.

Dermatomas del miembro pélvico en pollos White Leghorn

El miembro pélvico del pollo recibe inervación sensorial de las primeras ocho raíces ganglionares dorsales lumbosacras (LS 1-8 o segmentos 23-30), ocasionalmente el último torácico y/o el noveno lumbosacro pueden contribuir a la inervación. El patrón de los dermatomas característico del pollo adulto fue caracterizado en embriones de la etapa 40, fase del desarrollo embrionario en la que la inervación cutánea se estabiliza y presenta el patrón adulto. Los embriones fueron decapitados y se liberaron las raíces dorsales lumbosacras y sus ganglios nerviosos para poder aislarlas junto con el miembro pélvico. Posteriormente, mediante un electrodo se registraron los potenciales de acción evocados en cada raíz dorsal ante la estimulación de la piel del miembro con una cerda única (Scotty, 1982). En la figura 7.6, se muestra el mapa de los dermatomas cutáneos del miembro pélvico del pollo.

En este estudio se observó que los dermatomas de raíces adyacentes se sobreponen parcialmente uno sobre otro, produciendo una progresión ordenada en su localización a lo largo del miembro pélvico. Además, el patrón de segmentación de los dermatomas es similar al patrón en otras especies y algunos de los dermatomas distales no son continuos con la línea media dorsal (Scotty, 1982).

Las raíces LS 1-3 presentan una gran sobreposición para inervar la piel craneal del muslo, rodilla y espinilla. Sin embargo, la raíz 2 se extiende más distal que la raíz 1, aunque nunca llega al pie; la raíz 3 llega todavía más distal con poca cobertura del muslo pero llega hasta los dedos.

Las raíces 4-6 evitan el muslo por completo e inervan la piel de la tibia distal y el pie. La inervación de la raíz 4 sobre la tibia y el pie generalmente es más craneal que la de la raíz 6.

Las raíces 7 y 8 inervan la porción caudal del muslo y la tibia, excepto por la piel de la región preaxial del muslo. Los axones provenientes de la raíz 7 se extienden en la piel del dedo más caudal (dedo 4).

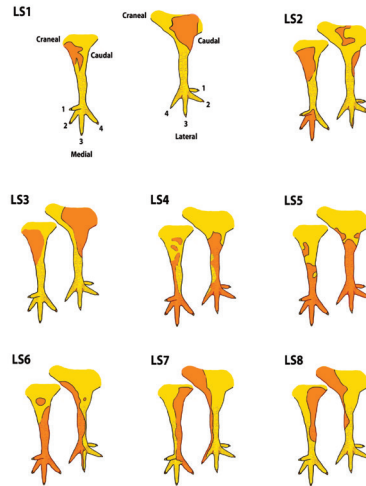


Figura 7.6. Mapa de los dermatomas cutáneos del miembro pélvico del pollo. Cada par de miembros muestra la superficie cutánea medial y lateral inervada por cada raíz dorsal lumbosacra (LS) de la 1 a la 8 (segmentos 23-30). Modificado de Scotty, 1982.

Dermatomas en ratas

En ratas macho adultas de la especie Sprague-Dawley, se determinaron los dermatomas lumbares y sacros por medio de tinción con el neurotrazador 1,1'-dioctadecil-3,3,3',3'-perclorato tetrametilindocarbocianina (DiI), inyectado en puntos de referencia en el tronco asociados a los ganglios de las raíces dorsales de la médula espinal (Takahashi, Chiba, Kurokawa, *et al.*, 2003). A continuación, se describen las áreas inervadas por cada raíz dorsal y en la figura 7.7 se muestra el mapa que describe cada dermatoma.

- Los dermatomas craneales a L2 o caudales a L6 inervan tejidos superficiales y profundos del tronco y el perineo.
- L2. Su porción central cruza por el lomo, la cresta iliaca, la sínfisis púbica y la rodilla.
- L3-L5. Estos dermatomas, en conjunto, se adelgazan medialmente y convergen hacia la línea media ventral (LMV) del miembro posterior. La LMV corre desde el centro rostrocaudal del pubis hasta la superficie plantar. Los segmentos L3 a L5 no inervan la piel del tronco ni los tejidos profundos asociados, y su inervación a la columna lumbar y tejidos asociados es muy reducida. En contraste, inervan principalmente los tejidos del miembro pélvico. La porción central de estos dermatomas se encuentra a nivel de re-

gión ventromedial de la pierna. De manera específica, la porción central para el dermatoma L4 inerva la superficie de la articulación de la cadera, la cara dorsal de articulación tibiotarsiana y la superficie plantar del dedo I. En cuanto al dermatoma L5, su porción central inerva la cara lateral de la pata, el talón, la región plantar central y la superficie plantar del dedo V.

- L6. Cubre la zona del prepucio y el escroto; su porción central inerva la región de la tuberosidad isquiática y la superficie caudal de la pierna.
- S1. Inerva la base de la cola y su porción central se encuentra a nivel del ano.

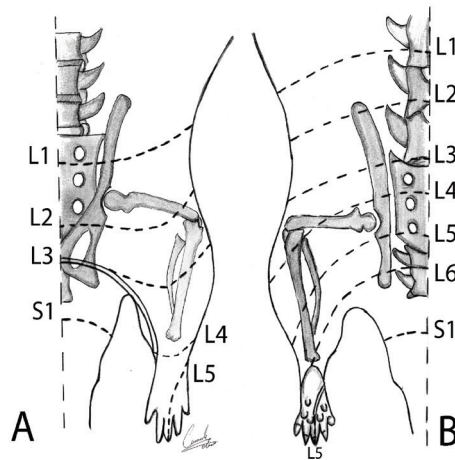


Figura 7.7. Mapa de los dermatomas cutáneos lumbares y sacros de la rata. A) Vista ventral, B) Vista dorsal. Modificado de Takahashi, Chiba, Kurokawa, *et al.*, 2003.

Los dermatomas en el borrego

En el borrego, la distribución de los dermatomas es similar a otras especies, aunque se han encontrado variaciones importantes entre individuos. La mayoría de los dermatomas parten desde línea media dorsal, existiendo una gran correlación con los dermatomas del miembro torácico de otras especies; sin embargo, la relación con el miembro pélvico es menos precisa. En borregos New Zealand Romney, Cheviot o Perendale, de 6 a 8 meses

de edad, se definió el área cutánea de cada raíz espinal dorsal por medio del método de sensibilidad remanente. En este método, el área de un dermatoma se definió por medio de la sección quirúrgica de las raíces dorsales de al menos dos nervios espinales craneales y dos caudales con respecto al nervio en estudio. Posteriormente, para mapear las áreas de sensibilidad, se midió el cambio o la pérdida de sensibilidad cutánea como respuesta a un estímulo por pellizco generado con fórceps de punta muy fina. Las respuestas que se obtuvieron variaron desde espasmos cutáneos hasta la retracción del miembro estimulado. En algunos casos también se obtuvo respuesta ante estímulos como piquetes con alfiler y por toque. Después, cada área de sensibilidad se marcó con rotuladores de diferente color y se tomaron fotografías de los animales para medir las dimensiones de las áreas y registrar sus límites con referencia a las vértebras de la columna, así como sus relaciones con prominencias óseas (Kirk, 1968).

Dermatomas cervicales

Los dermatomas cervicales del borrego comprenden la piel desde la superficie caudal del pabellón auricular y región craneal del cuello hasta la región caudal al miembro torácico. Esta zona de piel está inervada por las raíces dorsales de los nervios espinales C1 a C8. A continuación se enlista cada raíz dorsal y se describe la distribución de la superficie cutánea inervada por cada una mencionando las referencias óseas correspondientes. En la figura 6.8 se muestra por separado cada uno de los dermatomas cervicales del borrego.

- C1. El área sensitiva de esta raíz dorsal comprende la superficie caudal de la oreja y termina en la articulación atlanto-occipital.
- C2. Este dermatoma es relativamente estrecho, se sobrepone al borde caudal de la porción vertical de la rama de la mandíbula, para luego extenderse ventralmente hasta el nivel del diente incisivo. Su límite caudal se encuentra entre las vértebras C1 y C2.
- C3. Es un dermatoma ancho, que se localiza inmediatamente caudal a la oreja. Inicia al nivel de la vértebra C1 y se extiende hasta C2-C3.
- C4. El límite craneal de este campo es sinuoso e inicia a nivel de C1-C2. El límite caudal presenta una forma curva uniforme entre

la línea media dorsal y ventral, extendiéndose hasta las vértebras C5-C6.

- C5. Inicia entre las vértebras C1-C2 y se extiende hasta C6-C7. La porción caudal del área sensitiva forma un espiral que se extiende hasta la región craneal del hombro.
- C6. Esta raíz dorsal inerva la base del cuello y la porción ventral craneal del tórax. Es uno de los dermatomas que no se origina desde la línea media dorsal.
- C7. Este dermatoma no contacta la línea media dorsal ni la ventral. Inicia en el hombro y forma una espiral sobre el antebrazo proximal para incluir la mayor parte de la piel de la cara medial de la extremidad, la superficie total del dedo III, y la superficie axial dorsal del dedo IV.
- C8. Inicia entre las vértebras C7-C8 y se extiende hasta C8-T1, localizándose sobre la región del carpo sin involucrar las superficies palmar o dorsal del carpo. Se origina a partir de la línea media dorsal, pero no contacta la línea media ventral del tronco; distalmente al carpo, se extiende por toda la superficie del miembro.

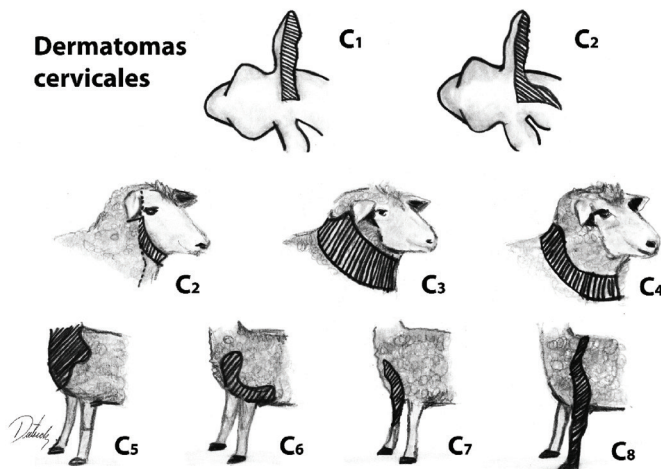


Figura 7.8. Representación gráfica de los dermatomas cervicales en el borrego. Se muestra la región cutánea inervada por cada raíz dorsal de los nervios espinales C1 a C8. Modificado de Kirk, 1968.

Dermatomas toraco-lumbares

Los dermatomas toraco-lumbares del borrego comprenden la piel desde la superficie del miembro torácico hasta el miembro pélvico. Esta zona de piel está inervada por las raíces dorsales de los nervios espinales T1 a L7. A continuación se enlista cada raíz dorsal y la descripción de la distribución de la superficie cutánea inervada por cada una, mencionando las referencias óseas correspondientes. En las figuras 7.9 y 7.10, se muestran los mapas de los dermatomas torácicos y lumbares, respectivamente.

- Todos los dermatomas torácicos se extienden como bandas continuas entre la línea media dorsal y la ventral del tronco.
- T1. Este dermatoma abarca desde la vértebra T1 hasta T3. El área sensitiva se extiende sobre la mayor parte del miembro, desde la región proximal hasta el espolón, pero sólo la porción caudal entra en contacto con la línea media ventral.
- T2. Los límites de la zona inervada por esta raíz dorsal van desde la vértebra T2 hasta T4; se extiende desde la porción proximal del miembro torácico, por detrás del hombro, hacia el borde caudal del miembro por debajo del codo y llega hasta la axila.
- T3. Inicia en la vértebra T3 y su límite caudal se encuentra entre las vértebras T5-T6. El límite craneal pasa por el borde caudal de la escápula hasta llegar al codo y de ahí se extiende hasta la pared torácica ventral. El límite caudal es uniforme y transcurre caudalmente al codo.
- T4. Los límites de este dermatoma van desde la vértebra T4 hasta T6-T7. Su superficie comprende una banda uniforme, a excepción de un estrechamiento que sufre a nivel del codo.
- Los dermatomas comprendidos de T5 hasta L2 forman bandas bastante regulares y de amplitud similar. Cada región tiene su límite craneal al nivel de la vértebra que le corresponde. Los bordes craneal y caudal de T2 a T8, y el craneal de T9, se curvan hacia craneal. A partir del límite caudal de T9, y ambos límites de los dermatomas subsecuentes, se observa una forma sigmoide en los mismos. Es importante mencionar que los dermatomas del tronco se sobrepone de tal forma que el límite caudal de cada uno coin-

cide con el límite craneal del que se encuentra dos posiciones hacia craneal (por ejemplo: los dermatomas T11 y T13 coinciden a nivel de la cicatriz umbilical).

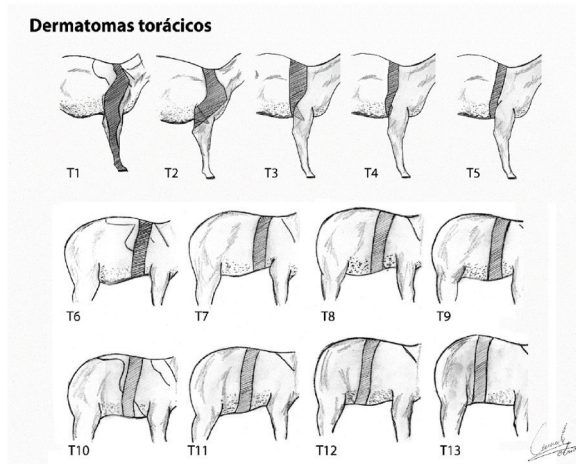


Figura 7.9. Representación gráfica de los dermatomas torácicos en el borrego. Se muestra la región cutánea inervada por cada raíz dorsal de los nervios espinales T1 a T13. Modificado de Kirk, 1968

- L2. Este dermatoma se localiza craneal a la rodilla y se extiende desde la vértebra L2 a L3.
- L3. La superficie inervada por esta raíz dorsal comprende de la vértebra L2 a L5. Proximalmente a la rodilla, se extiende por el borde craneal del miembro pélvico, incluyendo el saco inguinal, la glándula mamaria y la cara medial de la rodilla.
- L4. Este dermatoma se localiza entre las vértebras L4 y L6. Comprende la superficie de la piel inmediatamente craneal a la tuberosidad coxal; cubre la superficie de la rodilla, incluyendo la totalidad de la glándula mamaria y los pezones ipsilaterales.
- L5. Comprende la región que va desde la vértebra L5 hasta S2. El área de sensibilidad se sobrepone a la tuberosidad coxal y pasa por detrás de la articulación de la rodilla, cruzando sobre el borde craneal del miembro para extenderse medialmente casi hasta llegar

- al borde caudal del mismo; no hace contacto con la línea media ventral. El borde caudal es prácticamente vertical.
- L6. Esta raíz dorsal inerva la región que va desde la vértebra L6 hasta S2. Su superficie de sensibilidad se origina desde la línea media dorsal, incluyendo la mayor parte del miembro pélvico, y se extiende hasta la porción distal de la tibia. Incluye la cara medial del dedo III y la superficie axial dorsal del dedo IV. No hace contacto con la línea media ventral.
 - L7. Este dermatoma comprende la región entre las vértebras L7 y S2. Se extiende sobre la cara lateral del miembro pélvico, incluyendo la totalidad del miembro distal al tarso. En la cara medial, se extiende desde unos centímetros proximal al tarso.

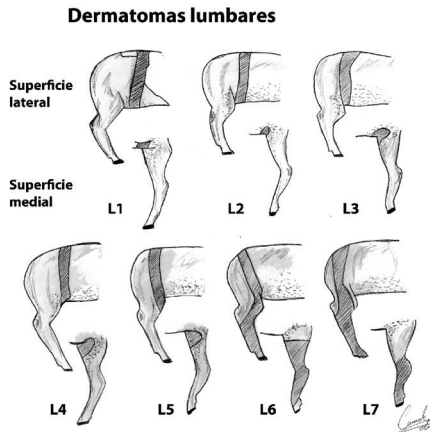


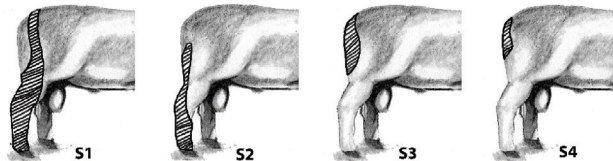
Figura 7.10. Representación gráfica de los dermatomas lumbares en el borrego. Se muestran las superficies lateral y medial de la región cutánea inervada por cada raíz dorsal de los nervios espinales L1 a L7. Modificado de Kirk, 1968.

Dermatomas sacros y coccígeos

Los dermatomas sacros y coccígeos del borrego comprenden la piel desde la superficie de la vértebra S1 hasta la punta de la cola. Esta zona de piel está inervada por las raíces dorsales de los nervios espinales S1 a Cc2. En la figura 7.11 se muestra por separado cada uno de los dermatomas sacros y coccígeos del borrego.

- S1. Su origen en la línea media dorsal se localiza entre las vértebras S1 a S4. Este dermatoma comprende la cara lateral de miembro pélvico y se extiende e involucra toda la porción distal, a excepción de la cara dorsal del dedo III. El límite caudal está definido por los músculos isquiotibiales. Entra en contacto con la línea media dorsal pero no con la ventral.
- S2. Este dermatoma no entra en contacto con la línea media dorsal ni la ventral y se extiende sobre la porción caudal del muslo, así como la cara lateral y caudal del miembro hasta el dedo IV. Distal al tubérculo calcáneo, se distribuye por el centro de la superficie plantar.
- S3. Abarca desde la vértebra S3-S4 hasta la totalidad de la cola. Se distribuye por la parte caudal del muslo y entra en contacto con la línea media dorsal; se extiende hasta la glándula mamaria pero no incluye el pezón. En machos da sensibilidad al escroto y al prepucio.
- S4. Este dermatoma se origina entre la vértebra S4-Cc1 hasta la cola. Se restringe al perineo y a un área muy pequeña alrededor de él.
- Cc1, Cc2. Los dermatomas coccígeos están sobrepuestos, por lo que comienzan en la vértebra que les corresponde pero se extienden hasta la punta de la cola.

Dermatomas sacros



Dermatomas coccígeos

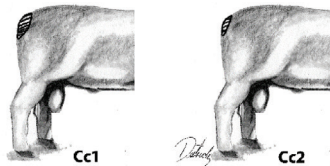


Figura 7.11. Representación gráfica de los dermatomas sacros y coccígeos en el borrego. Se muestra la región cutánea inervada por cada raíz dorsal de los nervios espinales S1 a Cc2. Modificado de Kirk, 1983.

Dermatomas en el perro

Superficie cutánea del miembro torácico

La piel del miembro torácico se encuentra inervada por las raíces dorsales de los nervios espinales C5 a T2 (Bailey y Kitchell, 1987). A continuación se enlista cada raíz dorsal y se describe la distribución de la superficie cutánea inervada por cada una.

- C5. Rama cutánea que cubre el área de la escápula y el brazo. La escotadura de la escápula se encuentra dentro de la mayor porción de la zona autónoma del dermatoma.
- C6. Representada por el nervio braquiocefálico, inerva la cara lateral, medial y craneal del brazo. La inserción del músculo cleidobraquial, en la cara lateral del brazo y distal a la cresta humeral, es la referencia anatómica para evaluar su ZA.
- C6, C7, C8. El nervio axilar abarca la piel lateral de la escápula y el brazo. La cara lateral del brazo, dos centímetros caudal a la articulación del hombro, es la referencia para la ZA. Adicionalmente, el nervio radial (C7, C8, T1) cubre la cara lateral-craneal del brazo y la cara dorsal del carpo, metacarpos y dedos. La referencia anatómica para la ZA es el aspecto dorsal de los dedos III y IV. Por último, el nervio musculocutáneo (C6, C7, C8) inerva la cara medial del antebrazo y su ZA se localiza en la cara medial del antebrazo, a dos centímetros distal del epicóndilo medial del húmero.
- T1, T2. Dermatoma representado por el nervio antebraquial cutáneo caudal/ulnar cubre el tercio distal de la cara medial-caudal del brazo y los dos tercios proximales de la cara lateral, caudal y medial del antebrazo. La ZA se localiza en el antebrazo caudal, algunos centímetros distal al aspecto caudolateral del olécranon. La rama dorsal-ulnar (C8, T1) inerva la piel del tercio distal de la cara caudal-lateral del antebrazo y su ZA se localiza en la cara lateral del dedo V.

Miembro pélvico

La piel del miembro pélvico se encuentra inervada por las raíces dorsales de los nervios espinales L3 a S3. A continuación se enlista cada raíz dorsal y se describe la distribución de la superficie cutánea inervada por cada una.

- L3, L4, L5. Estas raíces nerviosas dan origen al nervio cutáneo femoral lateral, el cual comprende la piel desde la cara lateral del muslo y se extiende dorsalmente hasta la línea media. Su ZA se localiza centímetros craneal al trocánter mayor del fémur. Adicionalmente, el nervio genitofemoral (L3, L4) inerva la piel de la mitad proximal medial del muslo y su ZA se localiza en el triángulo femoral.
- L5, L6. Origen del nervio safeno-femoral que cubre la piel de la mitad distal medial del muslo, la cara medial de la pierna y el tarso. Su ZA se localiza centímetros distal al cóndilo medial de la tibia.
- L6, L7. El nervio fibular superficial inerva la piel de la región craneal de la pierna y las caras medial, lateral y dorsal de los metatarsos y los dedos. La ZA se localiza en el aspecto dorsal del extremo proximal del dedo III. El nervio fibular profundo inerva la piel de la cara abaxial del dedo II, la cara axial del dedo III y la superficie dorsal de los espacios interdigitales. En la superficie dorsal de la piel de la región interfalángica, entre los dedos II y III, se localiza la ZA.
- L6, L7, S1. Estas raíces son el origen del nervio cutáneo sural proximal caudal-ciático, que inerva la región del tercio distal del muslo en su cara caudal-lateral y los dos tercios proximales de la cara caudal-lateral de la pierna. La ZA se localiza en el aspecto lateral caudal del muslo, a nivel de la tuberosidad tibial. El nervio cutáneo sural distal caudal-ciático inerva el tercio distal de la cara lateral caudal de la pierna, y el tercio proximal de las superficies lateral y plantar del tarso y metatarso. En el aspecto lateral del tendón del calcáneo, a nivel de su inserción en el hueso calcáneo, se localiza su zona autónoma.
- L6, L7, S1, S2. Estas raíces dan origen al nervio tibial, el cual inerva la piel de la región central de la superficie plantar de los metatarsos y dedos. La ZA se localiza en el borde proximal del cojinete metatarsiano. El nervio sural cutáneo lateral inerva la mitad distal de la piel lateral del muslo y la mitad proximal de la cara lateral de la pierna, definiendo una ZA muy pequeña en el aspecto medio lateral de la pierna a nivel de la tuberosidad de la tibia.

- S1, S2. Estas raíces dan origen al nervio cutáneo femoral caudal que inerva la cara caudal del muslo y su ZA se localiza centímetros distal a la tuberosidad isquiática.
- S1, S2, S3. Dan origen al nervio perineal superficial que inerva la piel de la mitad proximal de la cara caudal medial del muslo. Su ZA se localiza lateral al escroto en el macho, y centímetros craneal a la vulva y lateral a la línea media en la hembra. En la figura 7.12 se muestra el mapa de los dermatomas cutáneos en el perro.



Figura 7.12. Mapa de los dermatomas cutáneos del perro.

Dermatomas en caballos

En aplicación práctica se pueden evaluar los efectos de los analgésicos epidurales mediante la evaluación de los umbrales de la “respuesta de evitación” ante la aplicación de estímulos eléctricos nocivos en los dermatomas de las regiones perineal, lumbosacra y torácica en caballos. En este caso, la “respuesta de evitación” se evalúa de manera conductual, mediante la respuesta ante un estímulo eléctrico nocivo. Se considera como sensibilidad positiva los movimientos de evitación de la cola, miembros, tronco, cabeza y cuello, así como los intentos de patear y girar la cabeza hacia el lado estimulado. En las figuras 7.13 y 7.14 se muestran los dermatomas torácicos y lumbares del equino, los cuales fueron utilizados para evaluar los efectos de los analgésicos epidurales (Natalini y Robinson, 2000).

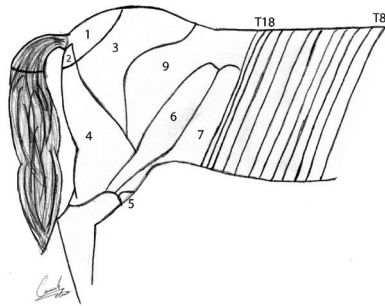


Figura 7.13. Mapa de los dermatomas torácicos y lumbares del caballo, vista lateral derecha. Los dermatomas torácicos son inervados por los nervios torácicos espinales y van de T8 a T18. 1. Dermatoma perineal inervado por el nervio femoral; 2. Dermatoma inervado por las ramas de S3 y S4; 3. Dermatoma sacro inervado por las ramas S1 a S5; 4. Región sacra inervada por las ramas L6 a S2; 5. Dermatoma inervado por la rama L3; 6. Región inervada por la rama L2; 7. Dermatoma lumbar inervado por la rama de L1; 9. Dermatomas lumbares inervados por las ramas de L1 a L6. Modificado de Natalini y Robinson, 2000.

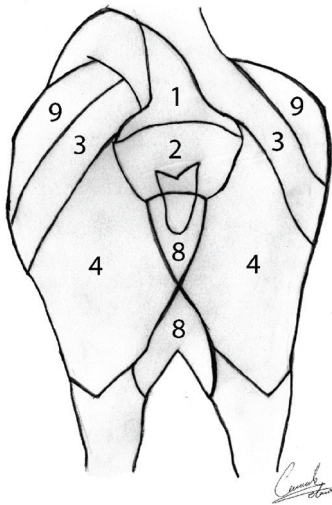


Figura 7.14. Mapa de los dermatomas lumbares y sacros del caballo, vista caudal. 1. Dermatoma perineal inervado por el nervio femoral; 2. Dermatoma inervado por las ramas de S3 y S4; 3. Dermatoma sacro inervado por las ramas de S1 a S5; 4. Dermatoma inervado por las ramas de L6 a S2; 8. Dermatoma inervado por las ramas de L1 a L6; 9. Dermatomas lumbares inervados por las ramas de L1 a L6. Modificado de Natalini y Robinson, 2000.

Dermatomas en el humano

En el humano, existen dos descripciones clásicas de los dermatomas, la de Foerster (1933) y la de Keegan and Garret (1948); además se ha propuesto un nuevo mapa para las áreas táctiles de los dermatomas para cada raíz dorsal de los nervios espinales de la mayoría de los individuos, el cual describe sus secuencias en orden, áreas de consistencia, además de mostrar en blanco las áreas donde la variación y sobreposición de los dermatomas es constante (Lee, Mcphee y Stringer, 2008). En la figura 7.15 se muestra el mapa de los dermatomas en el humano.

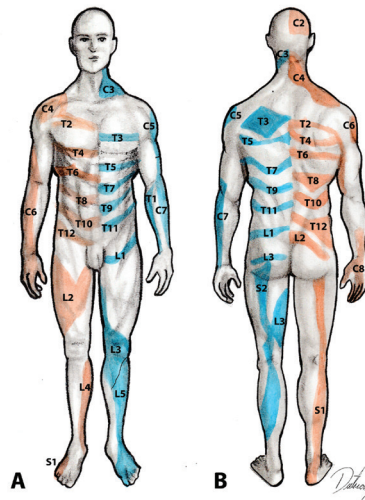


Figura 7.15. Representación gráfica de los dermatomas táctiles para cada raíz dorsal de los nervios espinales del humano. A) Superficie cutánea anterior; B) Superficie cutánea posterior. Modificado de Lee, Mcphee y Stringer, 2008.

El siguiente capítulo se aborda el tema de la interpretación de las señales táctiles.

Capítulo 8

LA INTERPRETACIÓN DE LAS SEÑALES TÁCTILES

Introducción

El sentido del tacto es universal, dado que todos los seres vivos emiten algún tipo de respuesta al contacto con los elementos de su entorno inmediato. Sentir lo que hay en el entorno es de vital importancia para los seres vivos, y desde los organismos más primitivos se han desarrollado diversas estrategias sensoriales; esta necesidad adaptativa ha estimulado la evolución sensorial para que los individuos puedan interactuar con el entorno de maneras cada vez más eficientes. Los seres vivos unicelulares, como las bacterias, reaccionan a las condiciones del medio en el que se encuentran, y aunque las bacterias quizá no tengan plena consciencia de lo que hay en su entorno, se ha observado experimentalmente que al detectar elementos nutritivos reaccionan para acercarse y tomarlos, o si hubiera elementos nocivos reaccionarían para alejarse y protegerse de ellos.

Ahora bien, el sentido del tacto se ha estudiado en seres vivos que emiten reacciones muy visibles ante los estímulos que reciben, sin embargo, algunas plantas presentan cambios visibles ante los estímulos, como la familia de las mimosas que son capaces de retraer sus hojas cuando se las toca. Otras son capaces de reaccionar al contacto con elementos del medio, por ejemplo, las plantas carnívoras cierran sus pétalos para atrapar a los animales que se posan en ellos. Otro tipo de respuestas vegetales parecerían un tanto pasivas por la falta de movimiento pero son igualmente eficaces: algunas plantas al ser tocadas emiten sustancias químicas que pueden cambiar alguna condición interna de la planta, como su sabor o su consistencia, éste es el caso de los jasmonatos que son elementos que pueden cambiar el sabor de la planta, lo que disminuye la posibilidad de que sea comida si su sabor es desagradable, y se ha caracterizado una enorme variedad de compuestos sintetizados por las plantas, en respuesta a los re-

tos de su entorno (Vivanco y cols., 2005). Estas reacciones de las plantas al contacto requerirían de una estructura similar a un sistema nervioso, pero este sistema sólo está presente en el reino animal.

La estimulación en todo ser viviente debe producir respuestas, pues en un mundo altamente competido y plagado de todo tipo de seres vivos, sería muy riesgoso no poder defenderse de las agresiones de los objetos y seres del entorno, aunque no todas las respuestas sean tan visiblemente dinámicas como las de los animales. En este capítulo se revisará el sentido del tacto en los organismos terrestres, principalmente mamíferos.

Los animales han desarrollado diferentes estrategias de especialización celular para aumentar la sensibilidad de la piel, y no es lo mismo el tacto que sienten los animales que viven dentro de exoesqueletos duros, como los insectos, que aquellas especies que tienen plumas, o pelos, o escamas, o la piel desnuda. En el caso de los insectos, su piel es un exoesqueleto compuesto de quitina, que es un material duro y esto dificultaría su sentido del tacto, pero esa limitante es compensada por múltiples vellosidades altamente sensibles al tacto, particularmente en las antenas, de modo que el tacto es indispensable para la socialización de muchos insectos, como las hormigas y las abejas, entre otros. En muchos arácnidos, particularmente los que tejen telarañas para cazar insectos, la sensibilidad táctil es lo que les indica lo que ocurre en su red, como el momento en que cae una presa o la presencia de intrusos.

De modo similar, el tacto es indispensable para una lombriz de tierra, una zarigüeya y hasta para los humanos; los niveles de complejidad con los que cada sistema nervioso procesa las señales de este sentido derivan de la evolución de cada especie, al igual que de la historia particular de cada individuo.

El sentido del tacto debe ser el primero que se desarrolló evolutivamente, pues casi todos los seres vivos reaccionan al contacto con los elementos de su entorno. En los animales terrestres que viven con la piel cercana al suelo (en general los reptiles y algunos insectos), el tacto les indica las vibraciones producidas en el suelo por las pisadas de otros animales, y esto les permite adelantarse a su encuentro o huir, lo que suele representar una

ventaja sobre los animales “detectados”. Pero aunque el tacto les brinde conocimiento del entorno, muchas especies terrestres han desarrollado otros sentidos para percibir elementos situados más lejos que la piel, lo que les da mayores ventajas adaptativas. Incluso el tacto mismo tiene desarrollos evolutivos particulares como las antenas de las hormigas que se especializan en el reconocimiento de objetos y de individuos. Otro desarrollo evolutivo especial del tacto está en las vibrisas (“bigotes”) de los roedores, las cuales hacen movimientos de barrido con los que exploran el espacio frente a ellos de manera similar a lo que hacen las personas invidentes con un bastón (figura 8.1), y cuando las vibrisas tocan un elemento cercano al hocico del animal, lo van a explorar táctilmente desplegando movimientos de barrido de mayor frecuencia (Pereira y cols., 2007). Esta especialización probablemente deriva de que los roedores sean animales nocturnos con un pobre sentido de la vista, y las condiciones de oscuridad en las que se mueven hayan motivado el desarrollo de esa especialización táctil, de modo que este sensorio les permite moverse en situaciones de completa oscuridad y con la capacidad de reconocer objetos tanto por su olor como por las características que “sientan” mediante ese tacto especializado (Krupa y cols., 2004).

Figura 8.1. Ilustración remarcando las vibrisas (o bigotes) de los roedores, que son órganos táctiles de alta especialización, útiles para sentir objetos y sustancias en espacios sin luz (ratones y ratas son animales nocturnos).

Estas prolongaciones táctiles hacen movimientos “de barrido” sobre los objetos que tocan para conocer sus características.



Por otro lado, el tacto es necesario para el apareamiento de casi todos los animales, de modo que es indispensable para la sobrevivencia de muchas especies y también para su evolución. Los cortejos de muchos insectos

es mediante el tacto y, en el caso de las arañas y las mantis religiosas, la hembra decide si se aparea con el pretendiente, o si se lo come, decisión que depende de la sensación táctil generada por la estimulación del macho, por lo que se puede decir que el tacto decide el destino de éstos. Además, el tacto es indispensable para la reproducción de muchas especies, pues todo acto sexual involucra indefectiblemente la estimulación táctil de los órganos genito-sexuales, y aunque también exista la coparticipación de otros sentidos como el olfato, la vista y el sonido, el tacto es el que toma el control del acto sexual, ya que la estimulación de los receptores táctiles de la piel y las mucosas de la región genital resulta indispensable para estimular escaladamente al Sistema Nervioso Central (SNC) de los coparticipes, lo cual llevará hacia la piel y las mucosas genitales mayor flujo sanguíneo facilitando la sensibilidad (y el placer). Este escalamiento de estimulaciones entre los participantes debe desembocar en la eyacuación del macho y el orgasmo en ambos, lo que suele estar acompañado de una sensación placentera subjetiva. Como puede inferirse, sin la estimulación táctil, la conducta sexual estaría incompleta y muy posiblemente no concluiría en la emisión de espermatozoides para que fecunden a los ovocitos, lo que podría poner en peligro a las especies con mecanismos reproductores dependientes de conducta sexual con coito (Wendt, 1976).

El tacto es indispensable también para la lactancia. Se ha comprobado que los bebés con disminución de la sensibilidad tienen dificultades para la succión, así como trastornos para la coordinación de los movimientos faríngeos y reflujo esofágico (Martínez-Bravo, 2007). Pero además, el contacto piel a piel de la madre con su hijo es esencial tanto para establecer el puente afectivo de la maternidad como para que el nuevo ser vaya adquiriendo seguridad en sí mismo. Son clásicos los experimentos de Harlow quien estudió la conducta de monos juveniles que eran “apoyados” por madres sustitutas de juguete que los “acompañaban” a enfrentar situaciones novedosas que les causaban estrés. Harlow vio que los monos que fueron “acompañados” por madres con pieles de alambre no fueron capaces de enfrentar situaciones novedosas, mientras que los que tuvieron madres con pieles de peluche similares a las del mono fueron capaces de enfrentar diversas situaciones novedosas. Con este tipo de evidencias, Harlow postuló

su teoría del apego que ha fundamentado nuestra comprensión de los afectos (Harlow, 1958).

En el sentido del tacto se nota claramente una influencia evolutiva. Los organismos menos evolucionados, como la mayoría de los invertebrados, tienen sistemas nerviosos compuestos de células nerviosas agregadas en ganglios interconectados entre sí; es pertinente hacer notar que muchas de sus neuronas no generan potenciales de acción. Los estímulos sobre estas neuronas inducen potenciales transitorios (electrotónicos) que son los que deben ser procesados para que el animal sienta lo que hay en su entorno y reaccione a ello. Algunos, un poco más evolucionados, como los cordados, tienen un SNC derivado de un tubo neural primigenio, y sus células se distribuyen en un encéfalo y un tallo medular, lo que debe ser contenido por un cráneo y diversas vértebras, y todas las estructuras nerviosas situadas fuera del cráneo y de las vértebras constituyen el Sistema Nervioso Periférico (SNP). En el caso de los reptiles tienen un sistema nervioso central primitivo, que se manifiesta porque despliegan pocas conductas de exploración dirigidas al conocimiento de su entorno, mientras que los mamíferos (más evolucionados) van a husmear y explorar su entorno una y otra vez, lo que se correlaciona con la mayor complejidad de sus sistemas nerviosos. La evidencia experimental de quienes trabajan con ranas, sapos y reptiles revela que éstos animales suelen quedarse quietos al ser puestos en alguna jaula, como esperando algún estímulo que les lleve a reaccionar. Estos animales despliegan poca variedad de conductas exploratorias (al menos en condiciones experimentales), pero cuando hay algo que parezca una posible presa, una rana va a orientar su cabeza hacia la presa, y si el estímulo-presa estuviera a la distancia ideal, la rana va a emitir un ataque con su lengua para enseguida pasar al periodo de inmovilidad en la espera de un nuevo estímulo. Esta conducta contrasta con la de los mamíferos quienes, por la mayor complejidad del sistema nervioso, exploran su entorno en una búsqueda activa de señales sensoriales que le llevan a conocer su entorno inicialmente, y quizá para que cuando lleguen los estímulos de las posibles presas y predadores puedan tomar una decisión de atacar o de huir. Esto nos lleva a concluir que para interpretar el significado del procesamiento neuronal de las señales sensoriales, debe ser realizado en función de la complejidad de los circuitos nerviosos cerebrales que participan.

8.1 El sentido del tacto

El sistema nervioso es un desarrollo del ectodermo, que es la estructura embriológica de donde van a surgir la piel, las glándulas y el sistema nervioso. El sentido del tacto es una propiedad compartida entre el sistema nervioso y la piel, de modo que están dedicados a interactuar con el entorno (capítulo 4). El elemento de enlace entre la piel y el sistema nervioso son los receptores sensoriales, que se han revisado previamente.

Los receptores sensoriales se han clasificado en receptores de tipo general, los cuales reaccionan al contacto físico con los objetos, y los receptores especiales, que van a reaccionar ante diversos elementos como la electricidad, la luz, el pH o la concentración de algunas moléculas como la glucosa o el CO₂. En este sentido, los receptores del tacto son de tipo general y van a ser estimulados por las propiedades físicas del elemento que entra en contacto con la piel como su textura (suavidad o dureza), su temperatura o sus vibraciones. En los cordados, los receptores sensoriales táctiles son estimulados por los elementos que tocan la piel, y en este capítulo, nos vamos a enfocar en el tacto de este tipo de animales.

El tacto siente mediante varios tipos de receptores que están insertos en la piel formando parte de ésta, y sus características fisiológicas son esenciales para la detección de los estímulos del entorno, de modo que los hay para detectar vibraciones o para sentir condiciones como la presión que un objeto haga sobre la piel, la temperatura del objeto tocado y el tacto fino (como se revisan en los capítulos 2, 4, y 8). La sensación dolorosa también tiene receptores específicos, aunque hay quienes no lo consideran parte del tacto, debido a que no se limita a la piel (hay receptores al dolor por todo el cuerpo) y se considera un nociceptor (capítulo 8) que informa de situaciones de daño en los tejidos del organismo, tanto internos (vísceras) como superficiales (piel y faneras).

La conformación estructural de los receptores permite que un tipo particular de estímulo genere un potencial eléctrico (ya sea potencial electrotonico en los invertebrados o potencial de acción en los cordados) en la superficie de las células receptoras, fenómeno que se conoce como transducción; estos potenciales dependen de la fuerza e intensidad con la que

el estímulo contacte la piel. Se ha estudiado ampliamente la biofísica de los receptores haciendo experimentos donde se estimulan los receptores específicos con estímulos crecientes en intensidad y duración, y se ha encontrado que el tamaño y la frecuencia de los potenciales de acción dependen de las características del estímulo. La transmisión de estos potenciales de acción son las llamadas “señales nerviosas” que transcurren por los nervios y por los circuitos neuronales.

Los estudios biofísicos han aplicado estímulos de diferente intensidad para registrar las señales en los nervios. Se puede estimular con tan poca intensidad que no se produzca ningún potencial de acción en el receptor y, por ende, no habría ninguna señal en el nervio. Esto ha servido para establecer la intensidad mínima necesaria para que se produzca una respuesta, lo que permite conocer el umbral de detección del receptor; al incrementar paso a paso la intensidad del estímulo, se puede ver qué cambios suceden con las señales que emergen del nervio donde son registradas, se tiene la posibilidad de caracterizar el rango de estímulos capaz de estimular a un receptor específico, estableciendo sus límites sensitivos; pero además, ha hecho posible caracterizar la modulación de las señales nerviosas que derivan de aumentar o disminuir la intensidad del estímulo. Las diferencias de las señales nerviosas ante las diferentes características de los estímulos podría considerarse como una codificación de las señales, puesto que asumimos que los potenciales nerviosos de mayor frecuencia serán interpretados por los circuitos neuronales como generados por un estímulo mayor, y de este modo se va posibilitando el conocimiento de los elementos que entran en contacto con la piel.

Los potenciales de acción producidos por la estimulación se van a propagar por toda la superficie de cada célula sensorial (receptora), y en los sitios donde ésta tenga contactos sinápticos con neuronas, el potencial de acción del receptor va a ser propagado de esta célula sensorial a las neuronas aferentes primarias. Como se ve en los capítulos 3 y 4, la unión de las células receptoras con las neuronas aferentes (sensitivas) se hace mediante sinapsis; los sitios de contacto sináptico constituyen organelos celulares especializados en el paso de los potenciales eléctricos de una célula a la siguiente (de la célula pre-sináptica a la célula post-sináptica), mediante la liberación de una

molécula con funciones de mensajero (lleva la señal a través de la sinapsis), que se les conoce como neurotransmisores. Hay detalles fisiológicos y clínicos que permiten inferir que las sinapsis forman parte del procesamiento de las señales eléctricas en el sistema nervioso. Por ejemplo, si se modula la liberación de un neurotransmisor en sinapsis específicas, es posible que se produzcan cambios en la sensibilidad al entorno, como ocurre con el uso del LSD, o el opio y sus derivados (estos son conocidos como “drogas alucinógenas” por sus efectos sobre los receptores sensoriales).

Los potenciales de acción generados en los receptores sensoriales son transmitidos a las neuronas aferentes primarias, éstas constituyen los nervios que llevan las señales desde los receptores cutáneos hasta la médula espinal, donde su procesamiento puede desencadenar una respuesta local, como sería el caso de los arcos reflejos (capítulos 3 y 4). Un arco reflejo es una respuesta inmediata generada de manera automática en la médula espinal, que responde a algunos estímulos táctiles dependiendo de su intensidad (como un golpe) o de su significado posible (como la sensación de un insecto caminando sobre la piel). Sus efectos dependen de las neuronas que participen en el procesamiento de las señales; los arcos reflejos de la médula espinal no son actos conscientes en primera instancia, son reflejos completamente automáticos, la vivencia de los actos reflejos llegará a la conciencia cuando las vías nerviosas ascendentes lleven hasta los centros superiores (al tectum en los reptiles, o a la corteza cerebral en los mamíferos), las señales del estímulo sentido por la piel, y de las acciones que provocó. Sin embargo, los arcos reflejos pueden ser modulados voluntariamente desde las regiones superiores como la corteza cerebral, lo que explica que algunos sujetos puedan inhibir sus respuestas reflejas de manera voluntaria.

La médula espinal es apenas el primer relevo sináptico de las señales sensoriales (ascendentes), y aunque su procesamiento en la médula pueda generar reacciones a los estímulos como los arcos reflejos, las mismas señales sensoriales táctiles también van a ser llevadas hasta las regiones superiores del sistema nervioso mediante vías ascendentes específicas. La mayoría de las vías sensoriales llevan señales por los cordones posteriores, subiendo hasta la médula oblonga (también conocida como bulbo raquí-

deo), donde las vías ascendentes se decusan; esto quiere decir que las señales del lado izquierdo del cuerpo que suben por la médula espinal del mismo lado, en el bulbo raquídeo se trasladan (o se cruzan) para continuar subiendo por el lemnisco medio del lado derecho, para que esas señales del lado izquierdo sean procesadas en los centros superiores del lado opuesto (tálamo o corteza cerebral). Este intercambio o decusación de vías ascendentes parece ser una herencia evolutiva, pues todos los cordados la presentan, e incluso en los impulsos de salida psico-motora en las vías descendientes que gobiernan la contracción de los músculos se encuentra una decusación similar. El significado funcional de estas decusaciones es que el cerebro izquierdo controla el lado derecho del organismo, y viceversa, como se puede ver en la figura 8.2.

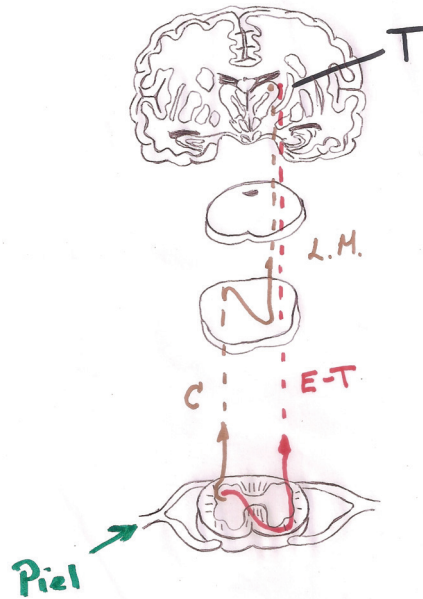


Figura 8.2. Ilustración de las vías ascendentes. Las señales que provienen de los receptores cutáneos llegan a las astas posteriores de la médula espinal, y las señales van a ser llevadas al tálamo (T) por dos vías principales: el fascículo espino-talámico (E-T) y el fascículo cuneatus (C). Nótese que la vía espino-talámica se decusa en la misma médula espinal, mientras que el fascículo cuneatus se decusa en la médula oblonga. Ambas vías van a ascender por el tallo cerebral por el lemnisco medio (L.M.).

Ahora bien, en los mamíferos todas las señales sensoriales provenientes de los sentidos llegan al tálamo, y en los reptiles, al tectum. La única excepción a esta disposición sensorial es el sentido del olfato, ya que los nervios olfatorios no llevan señales directamente al tálamo en primera instancia, pues

su arribo al sistema nervioso central tiene lugar en el bulbo olfatorio (que pertenece al sistema límbico). Una característica importante a remarcar es que el procesamiento de señales en los sistemas nerviosos de los reptiles se hace con una cantidad menor de circuitos neuronales, lo que les brinda menos opciones cognitivas, pues el tectum sería quien debe encontrar el significado de las señales y de ello generar las respuestas a los estímulos; mientras que en los mamíferos las señales son recibidas por el tálamo, desde donde múltiples circuitos llevan las señales a diferentes regiones de la corteza cerebral, en circuitos de ida y vuelta al tálamo, en los que su procesamiento debe derivar en el reconocimiento de cada señal para que se genere una representación mental del objeto que estimuló los sentidos. Como ya vimos, la diferencia en la complejidad estructural del sistema nervioso se manifiesta en las conductas de cada especie. Se puede deducir que la capacidad exploratoria-cognitiva de los reptiles es mucho menor que la de los mamíferos.

8.2 Organización sensorial del sistema nervioso desde un punto de vista “informático”

El esquema general del trabajo del sistema nervioso es el siguiente: entorno → receptores sensoriales → transducción → señales nerviosas → circuitos nerviosos → interpretación → acción.

En el entorno hay diferentes objetos que, al entrar en contacto con el organismo vivo, van a estimularlo de diferentes maneras. Cabe aclarar que en fisiología, un estímulo es cualquier cosa que cuando haga contacto con un organismo vivo le provoque un cambio; este cambio suele ser considerado como la respuesta del organismo al estímulo. Sin embargo, para que un objeto sea sentido y procesado por las células del sistema nervioso (condición para que el individuo “esté al tanto” del objeto), éste debe estimular receptores sensoriales específicos generando en ellos cambios en el potencial eléctrico de la membrana celular. Como ya se dijo, estos potenciales se vuelven señales cuando viajan por los nervios, y el procesamiento posterior de tales señales en los circuitos nerviosos superiores es lo que debe generar la percepción subjetiva del objeto que estimuló la piel (percepción mental) (figura 8.3).

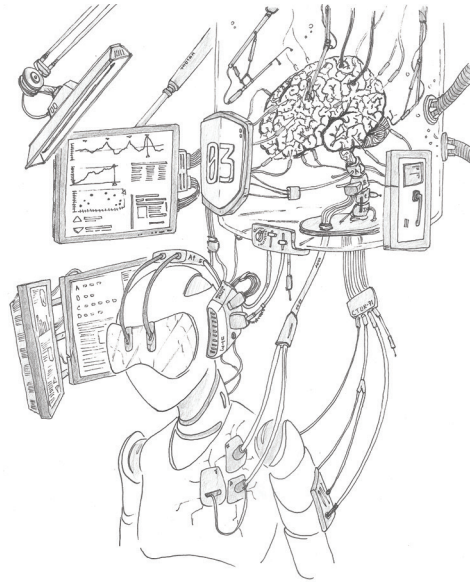


Figura 8.3 Representación esquemática de las señales sensoriales que deben ser llevadas a los circuitos cerebrales para su procesamiento, donde se realiza su interpretación y ocurre la vivencia perceptual-mental que deriva de ello.

La característica fundamental de los receptores sensoriales es que responden al contacto con los elementos del entorno. Lo que hacen los receptores sensoriales se denomina transducción (Connors, 2009; Robles-Muñoz *et al.*, 2014), pues implica que una forma de materia y/o energía es transformada en potenciales eléctricos. El objeto que estimuló al receptor es transducido (convertido) en potenciales de acción (impulsos eléctricos), y éstos serán transmitidos de las células receptoras a las neuronas para viajar a los centros superiores del sistema nervioso por las vías nerviosas ascendentes (ver capítulos 3 y 4). De este modo, los objetos que entren en contacto con los presorreceptores serán transducidos en pulsos eléctricos, y esto ocurre de manera similar en otros receptores, como las vibraciones que llegan a los receptores auditivos de la cóclea, donde son transducidas en pulsos eléctricos, o la luz que llega a las células de la retina y ahí es transducida en potenciales eléctricos. En general, todos los estímulos que llegan a los diferentes receptores sensoriales son transducidos en pulsos eléctricos los cuales son enviados al sistema nervioso central para su interpretación (figura 8.4).

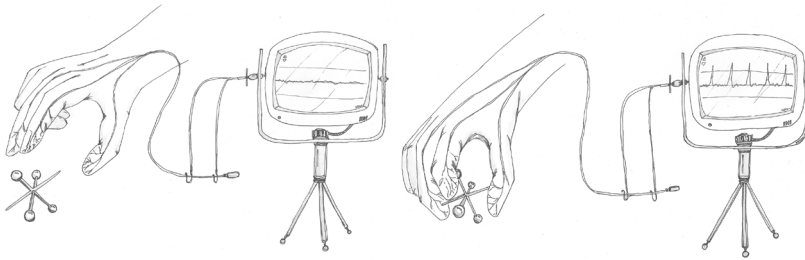


Figura 8.4. Representación esquemática de una perinola que, antes de ser tocada, no se registran señales eléctricas del nervio sensitivo en la pantalla a la cual arriban los cables del registro (lado izquierdo), mientras que, al ser tocada por la mano, las señales en forma de picos que se registran en la pantalla de la derecha indican los potenciales (señales) que llegan del nervio sensitivo. Estas señales recogen la sensibilidad de la piel y deben ser llevadas al cerebro para su procesamiento.

Los pulsos eléctricos se originan por la entrada de iones de sodio en las células receptoras cuando son estimuladas. Estos pulsos suelen ser tomados como “información” pero, como veremos más adelante, son sólo impulsos eléctricos que deben ser procesados por el sistema nervioso para dilucidar su significado.

En los animales invertebrados pequeños como los insectos y algunos moluscos, la mayoría de sus neuronas manejan potenciales electrotonicos, lo que parece ser una característica de los sistemas nerviosos compuestos por ganglios interconectados unos con otros, mientras que los animales más grandes tienen sistemas nerviosos en una estructura tubular continua, con núcleos que aglomeran los somas neuronales, y mientras más complejo es el sistema se tienen estructuras nerviosas superiores (o cefálicas) con sistemas complejos de análisis de señales. Aquí también encontramos elementos evolutivos para la adaptación del sistema nervioso.

8.3 Vías ascendentes

El esquema general de las sensaciones táctiles es el siguiente: señales nerviosas-vías ascendentes-circuitos de análisis de las señales nerviosas.

Como ya se ha dicho, las señales nerviosas son los potenciales de acción que viajan por los nervios, y van a ser procesados en los sitios donde haya

relevos sinápticos. Una característica fundamental de las vías sensoriales es que sus axones se bifurcan muchas veces, con lo cual se replican las señales para que, mediante su repetición, puedan ser enviadas a distintos circuitos neuronales para que se procesen en circuitos neuronales en paralelo. Se calcula que cada señal es replicada unas mil veces para poder distribuirla por los diferentes circuitos en los que va a ser procesada. La complejidad evolutiva de los sistemas nerviosos permite inferir que mientras más se replique una señal, ésta podría ser procesada por más elementos, y quizá de ello dependa la “capacidad mental” de cada especie animal.

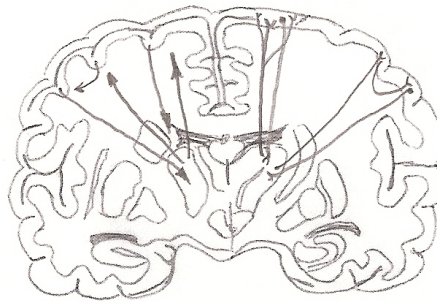
Las vías ascendentes son las vías que llevan las señales nerviosas sensibles hacia los centros nerviosos superiores y al encéfalo (éstas se detallan puntualmente en el capítulo 3). En general, se considera que hay varios relevos sinápticos en la trayectoria ascendente de las señales, el primero está en el arribo de las señales de las aferentes primarias que llegan a hacer relevo sináptico con las neuronas de la médula espinal; el siguiente relevo está en los núcleos gracilis y cuneatus localizados en la médula oblonga (también conocida como bulbo raquídeo); el siguiente relevo es el tálamo, sitio obligado de relevo para todas las señales provenientes de los sentidos, con la única excepción de las señales olfatorias. Este relevo se hace de las neuronas de segundo orden, que desde los núcleos gracilis y cuneatus, proyectan sus axones hacia el tálamo del lado contralateral (se decusan), llegando a los núcleos postero-externos ventrales, estando en el tálamo la tercera neurona que va a proyectar las señales hacia la corteza sensorial primaria de la región parietal anterior (posterior a la cisura de Rolando).

Ahora bien, el tacto tiene dos tipos de sensibilidad dependiendo de su resolución. La básica es la sensibilidad difusa, poco diferenciada, que responde a cualquier cosa que estimule la piel, pero sin distinguir finamente ni el lugar estimulado, ni el objeto que la estimula, a ésta se le denomina sensibilidad protopática y sirve para enterarse de que algo está en contacto directo con alguna región de la piel (por ejemplo en la espalda), sin que la persona pueda localizar con exactitud el sitio estimulado ni discriminar los componentes del estímulo. El otro tipo de sensibilidad permite una mejor discriminación del estímulo y esto permite eventualmente reconocer al objeto y localizar finamente la región cutánea estimulada, a este tipo se

le denomina sensibilidad epicrítica. Hay regiones con esta sensibilidad como las yemas de los dedos, la mucosa oral o la córnea. Estos dos tipos de sensibilidad siguen diferentes vías ascendentes hacia el encéfalo; la sensibilidad protopática viaja por las vías ascendentes del sistema antero lateral o espinotalámico anterior, las cuales se decusan en la médula espinal. Las vías epicríticas son propias del sistema de cordones dorsales (fascículos gracilis y cuneatus), y su relevo sináptico correspondiente a la segunda neurona que se decusa a la altura del bulbo raquídeo, formando las fibras arcuatas o arqueadas que suben por el lemnisco medio (figura 8.2).

En el tálamo se hace el relevo de la tercer neurona (o neurona de tercer orden), y de ésta las señales irán hacia la corteza somática primaria (S I) localizada en las áreas de Brodmann 3a, 3b, 1 y 2. El tálamo es una estructura subyacente a la corteza cerebral, consiste en una serie de núcleos donde arriban inicialmente las señales sensoriales (salvo las olfatorias, como ya se dijo; figura 7.5); el tálamo tiene distribución somatotópica o “punto a punto” desde la piel al sitio de recepción de cada señal, y esta misma distribución alcanza a la corteza cerebral. Se establecen múltiples conexiones para llevar las señales del tálamo a la corteza cerebral, y de la corteza cerebral son llevadas a otras regiones de la corteza y luego de regreso al tálamo. Hay múltiples circuitos tálamo-corticales, así como córtico-corticales y córtico-talámicos en los que las señales son procesadas (figura 8.5). El tálamo es una zona de integración de las señales sensoriales provenientes de distintas regiones, como el tacto de la cara, que es llevado por el nervio trigémino a los núcleos posterointerno ventrales.

Figura 8.5. Ilustración de los circuitos tálamo-corticales, córtico-corticales y córtico-talámicos que procesan las señales sensoriales que arriban al tálamo. Se les denomina circuitos, pues se ha registrado que las señales van y vienen del tálamo a la corteza y de regreso varias veces durante su procesamiento.



La corteza cerebral tiene varias regiones de sensibilidad somatosensorial, conocidas como cortezas sensoriales: primaria (S I), secundaria (S II) y terciaria (S III). La corteza primaria se localiza en las regiones 1, 2, 3a y 3b de Brodmann, ubicadas en la corteza parietal inmediatamente posterior a la cisura de Rolando. Las señales provenientes de la piel llegan al área 3b y de ésta se proyectan al área 1, sin embargo, al área 3a llegan señales provenientes de los receptores de los músculos y las articulaciones, y se procesan en el área 2 conjuntamente con las sensaciones de la piel, de modo que las señales se interpretarán en función tanto de la posición del cuerpo como de los estímulos que perciba del entorno. Todas estas regiones están conectadas entre sí, de modo que su procesamiento es importante para motivar respuestas coherentes con el tipo de estimulación recibida.

La corteza sensorial secundaria (S II) se localiza en el borde superior de la cisura de Silvio, y está inervada por las señales provenientes de S I, aunque también recibe impulsos directamente del tálamo. La corteza S II envía prolongaciones a la corteza de la ínsula que a su vez se relaciona con el lóbulo temporal y el sistema límbico, de modo que este procesamiento de señales se relaciona con la memoria táctil.

La corteza sensorial terciaria se localiza en la corteza parietal posterior, en las áreas de Brodmann 5 y 7, éstas reciben señales provenientes de S I y del núcleo pulvinar, por lo que se asume que realizan funciones de asociación. Estas regiones están conectadas con las del hemisferio contralateral mediante el cuerpo calloso, integrando en el área 5 los potenciales provenientes de la piel con los provenientes de los músculos y de las articulaciones de ambas manos. El área 7 integra señales visuales, táctiles y propioceptivas, que llevaría a generar una representación mental de las señales, lo que permite coordinar los movimientos finos mediante el seguimiento viso-motor.

Además de las conexiones descritas en los humanos, debe haber conexiones de la corteza somato-sensorial terciaria con el área de Wernicke, que es la región cortical donde las señales se interpretan para encontrar sus representantes lingüísticas, lo que significa que la sensación táctil pueda generar las palabras o los conceptos que la representen metafóricamente.

Este último paso es lo que hace que se pase de tener una sensación a tener la percepción de un elemento (figura 8.6).



Figura 8.6. Representación mental de los acontecimientos que estimulan a los receptores: el contacto de un elemento del entorno con la piel (en la figura es un oso) induce señales en los receptores sensoriales, las cuales son llevadas a la corteza cerebral en donde su procesamiento genera la reconstrucción mental de los acontecimientos del mundo real (esto ocurre en los circuitos cerebrales durante el procesamiento).

8.4 La corteza cerebral

Aunque la corteza cerebral se divide anatómicamente en cuatro lóbulos principales en cada hemisferio (frontal, parietal, temporal y occipital), algunos anatomistas incluyen la corteza de la ínsula, aunque ésta es muy pequeña y se encuentra formando el límite medial del surco lateral y la corteza del cíngulo, que se encuentra en las caras interhemisféricas de la corteza, por encima del cuerpo calloso.

La corteza cerebral tiene varias capas o estratos que se han denominado de acuerdo con sus características histológicas, la capa I es la más superficial denominándose capa molecular por tener dendritas y axones de múltiples vías, y su aspecto “molecular” está dado por las fibras de las vías

nerviosas que contiene, esta es una región de arriba o entrada de señales; la capa II se denomina estrato granuloso externo por las interneuronas que contiene, siendo un sitio de procesamiento; la capa III se le conoce como estrato piramidal externo por las células piramidales que envían señales de salida hacia otras regiones; la capa IV es el estrato granuloso interno, es una zona de interneuronas y, por ende, de procesamiento de señales; la capa V se le conoce como estrato piramidal interno y está compuesta por células piramidales que constituyen la salida principal de señales de la corteza cerebral, particularmente hacia las neuronas motoras de la médula espinal; la capa más profunda es la VI, que se conoce como estrato multiforme. Las capas o estratos no son uniformes y sus diferencias derivan de la funcionalidad que desempeña cada región de la corteza.

Un histólogo inglés de inicios del siglo XX, apellidado Brodmann (1868-1918), se dedicó a estudiar la corteza cerebral en sus diferentes regiones, y encontró que había diferencias importantes en ella que permitían hacer un mapa donde las semejanzas delimitaran las regiones que deberían procesar de manera idéntica las señales, y se pudiesen aprovechar las diferencias para encontrar los límites de cada región. Elaboró un mapa de la corteza cerebral humana, mismo que se ha repetido para caracterizar la corteza de otros mamíferos. La división funcional propuesta por Brodmann tiene 52 regiones distintas, aunque algunas de éstas están actualmente subdivididas.

La organización citoarquitectónica de la corteza cerebral no se ha limitado a las capas histológicas del mapa de Brodmann, también se ha encontrado que las neuronas de la corteza cerebral tienen una organización en columnas. Independientemente de la región que se estudie, las neuronas corticales de las regiones superficiales a las más profundas tienen una funcionalidad semejante y, como estas columnas procesan señales análogas, el premio Nobel Sir John Eccles (1903-1997) propuso que estas columnas fueran las unidades cerebrales que generan “el procesamiento mental de la información”, aunque esto último no está demostrado. Él les llamó “psicones”.

Funcionalidad de la corteza

En la corteza S I las señales tienen una distribución somatotópica, de modo que las señales que provienen de las extremidades posteriores llegan a la

región más cercana a la corteza interhemisférica, y el arribo de señales va progresando hacia la corteza temporal conforme se originan en regiones superiores del cuerpo.

Es importante remarcar que varias evidencias experimentales demuestran que, tanto en el tálamo como en la corteza somato-sensorial, las señales se distribuyen de manera somatotópica (uno a uno), por lo que en la superficie de la corteza sensorial en donde arriban las señales táctiles se han podido “mapear” las representaciones icónicas de los objetos que estimularon los receptores táctiles. Por ejemplo, si se estimula la piel tocándola haciendo una figura como la letra “A”, en la corteza somatosensorial se va a registrar el arribo de señales eléctricas con una representación espacial del tipo de la letra “A”; esto ha sido demostrado principalmente en homínidos (Romo y Lafuente, 2012).

De los estudios de proyección de estímulos que representan campos sensoriales, se ha logrado elaborar una figura parecida a la representación de un humano que es simbolizada en la corteza somatosensorial. Los primeros estudios fueron realizados por Penfield y Boldrey (1937), quienes estudiaron la corteza cerebral en pacientes sometidos a cirugía de cerebro. Para que los lectores no se imaginan que esto fue una barbaridad y un suplicio para los pacientes, es preciso hacer notar que el cerebro no tiene receptores de dolor, de modo que los procedimientos de investigación no produjeron sufrimiento alguno en los pacientes y sí un amplio conocimiento sobre cómo funciona la corteza. Lo que sabemos de las regiones sensoriales primaria, secundaria y terciaria es producto del registro de potenciales eléctricos directamente en la corteza, y éstos se produjeron estimulando táctilmente al paciente en diferentes regiones de la piel. En otra serie de observaciones en pacientes, el estímulo se hizo aplicando pequeñas cantidades de corriente eléctrica sobre la superficie de la corteza de los pacientes y que éstos dijeran lo que sentían. Como se puede entender, los pacientes estaban despiertos y, aprovechando que la corteza cerebral no siente dolor al ser manipulada, fue posible hacer registros directamente de ella así como estimularla, sin que se violaran normas éticas al hacerlo, pues la cirugía era necesaria para el tratamiento de condiciones médicas-neu-

rológicas como epilepsia y tumores cerebrales, entre otras (Mazzola y cols., 2012).

Aquellos procedimientos hicieron posible caracterizar la forma que tiene la proyección sensorial proveniente de la piel en el cerebro, lo que generó una figura humanizada que se le conoce como “homúnculo” y además se generó uno para la representación somatosensorial y otro para la representación psicomotora (son parecidos pero no iguales). El homúnculo somatosensorial tiene deformaciones debido a la distinta cantidad de receptores cutáneos que se proyectan a las regiones cerebrales, por ejemplo, la superficie de representación cerebral de las manos es mayor que la que tiene el tórax, puesto que la mano tiene muchos más receptores táctiles. Es importante hacer notar que muchas ilustraciones del homúnculo tienen censura, puesto que los órganos sexuales tienen un área de representación sensorial considerablemente grande y en la ilustración del homúnculo se les dibuja mínima (Figura 2.1, página 32).

Circuitos de análisis de las señales. Plan de acción para responder a lo que hay en el entorno

Como ya se dijo, en el sistema nervioso ocurre el procesamiento de las señales nerviosas y tal procesamiento es lo que debe generar los eventos mentales. En esta parte del capítulo vamos a tratar de deducir qué implica este “procesamiento”.

Ya vimos que una característica del sistema nervioso de cualquier animal es que la entrada sensorial viaja por vías divergentes, esto es las señales que ingresan por unos cuantos axones son multiplicadas en los sitios de relevo sináptico, fenómeno por el cual los impulsos nerviosos viajarán por más axones en cada relevo sináptico, lo que amplifica y multiplica cada señal. Se calcula que cada señal es replicada unas 10,000 veces en los mamíferos, aunque el número varía según la especie; esta replicación hace que la misma señal transite por diferentes vías neurales para ser procesada en diferentes regiones del sistema nervioso para la búsqueda de su significado, así como para generar su “representación mental”. Los animales con menos relevos sinápticos y menos zonas de procesamiento tienen menores posibilidades cognitivas.

8.5 Aspectos evolutivos en el procesamiento de las señales

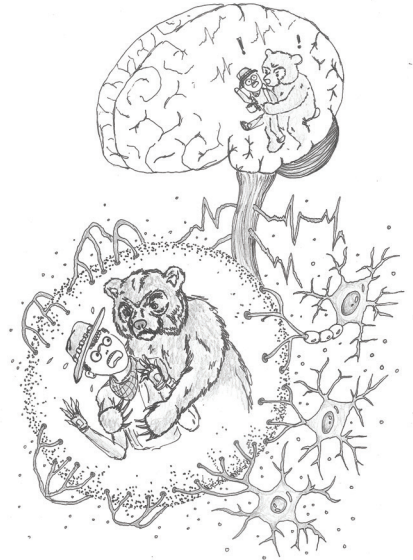
Los animales van a poder procesar las señales sensoriales de acuerdo con la cantidad de células y de circuitos que intervienen en el procesamiento. Las señales que arriban al sistema nervioso pueden provenir de tres fuentes: de los receptores sensoriales del mundo exterior, a éstos se les denominan exteroceptores y sus impulsos nerviosos han sido motivados por elementos del entorno; otra fuente de señales son los receptores sensoriales de los órganos internos (denominados interoceptores), que son estimulados por las condiciones internas de cada organismo, desde algunos de los elementos de la sangre (por ejemplo, la concentración de glucosa en la sangre que va a motivar la sensación de hambre), o los receptores musculares (denominados propioceptores) que son estimulados por el grado de estiramiento de los músculos del organismo y por medio de los cuales el animal conoce su propia postura. Otra fuente de señales es la memoria.

Mientras más evolucionado es el animal, mayor capacidad de memoria va a desplegar. Aparentemente, la memoria está en relación directa con el número de neuronas presentes en cada sistema nervioso, y a su vez, el número de neuronas depende de la cantidad y el tamaño de las estructuras que las contiene. De este modo, los animales que tienen menos neuronas, tienen menos posibilidades de análisis debido al menor número de circuitos neuronales donde las señales nerviosas puedan “buscar” en la memoria su significado, cotejando las señales sensoriales que recién ingresaron con las de los eventos registrados en la memoria (Pereira y cols., 2007).

8.6 La interpretación de las señales

La interpretación se debe hacer en diversos sentidos: hay una interpretación completamente sensitiva, donde lo que se siente sólo se reproduce para generar su representación mental, pero también la imagen mental debe ser empleada para hacer un reconocimiento de los sucesos y para ello la memoria debe intervenir para darle significado a los elementos del entorno a reconocer: imagen sensorio-mental → circuitos de análisis de las señales nerviosas → interpretación cognitiva → interpretación lingüística.

Figura 8.7. El procesamiento de las señales sensoriales en los circuitos tálamo-corticales, córtico-corticales y córtico-hipocampales va a derivar en la representación esquemática mental de lo que ocurre en el mundo real.



El primer elemento a considerar para la interpretación de las señales es el tipo de receptores que genera y envía los potenciales de acción. No se interpretan igual las señales provenientes de los receptores de Merkel que de los de Paccini o de los de Ruffini. Como cada receptor es estimulado por diferentes eventos, sus señales no están mezcladas en las vías ascendentes, y esto implica que las vías son independientes unas de otras; cada vía sensorial inicia desde el receptor mismo, y los potenciales de receptores específicos deben ser llevados por circuitos cerebrales distintos para poder ser interpretados/reconocidos en los circuitos superiores de manera independiente uno de otro, aunque en el procesamiento que ocurre en las regiones superiores se complementen las señales de un subtipo de receptor con las de los otros para integrarlos en las representaciones mentales generadas por los estímulos recibidos.

Hemos descrito tres relevos sinápticos en las vías que llevan los potenciales de los receptores hacia la corteza cerebral, y cada sinapsis es un elemento de procesamiento de señales. Lo que ocurre en estos relevos sinápticos es principalmente la réplica de las señales que la multiplican dependiendo del tipo de receptor estimulado y de la intensidad de las señales

a transmitir. A mayor intensidad, mayor replicación de la señal, lo cual le va a informar al cerebro lo que está ocurriendo en la piel. Esto significa que la replicación de cada señal es, a su vez, una condición útil para la interpretación de la misma, pues como está relacionada con la intensidad del estímulo, los circuitos donde se interpreten esas señales deben inferir la dimensión de cada estímulo particular dada la cantidad de réplicas que tenga.

Otro elemento para la interpretación de las señales es la vía por la cual viaja la representación del estímulo, desde los experimentos de Penfield y Boldrey (1937) se sabe que hay una distribución somatotópica, esto es que las señales provenientes de regiones específicas de la piel llegan a sitios específicos de la corteza cerebral, creando en la superficie de la corteza una especie de representación estéreo-espacial del estímulo que tocó la piel (Connors 2009; Mazzola y cols., 2012). Actualmente se ha demostrado que esta distribución somatotópica de las sensaciones provenientes de los sentidos se repite de la corteza sensorial primaria a la secundaria y así igualmente a las demás (Romo y Lafuente 2012; Eickhoff y cols., 2007; Case y cols., 2015). Sin embargo, los pasos de procesamiento van siendo cada vez más complejos y permiten inferir cosas diferentes de las sensaciones primarias, por ejemplo, cuando se toca el borde de un objeto, los potenciales neuronales que son llevados a la corteza sensitiva primaria serán interpretados como puntos en el espacio que implican que una parte de los receptores de la piel son estimulados pero otros receptores adyacentes no. Esta sensación primaria va a ser re-interpretada en la corteza sensorial secundaria como “un borde” del objeto tocado y además, si ese “borde” tiene límites espaciales rectos como los objetos producidos por el hombre, o si tiene bordes rugosos como la mayoría de los objetos de la naturaleza. Este procesamiento secundario va a ser complementado por el procesamiento terciario, pues en la corteza sensorial terciaria la interpretación va a centrarse en la dirección del borde, esto es, si el borde del objeto es vertical va a disparar un tipo diferente de neuronas que si la dirección del borde fuese horizontal.

Como podemos entender, cada paso de interpretación de señales va brindando el conocimiento de diferentes características del objeto que estimuló a los receptores en la piel. Pero la generación de la imagen mental

del objeto no se restringe a sus características táctiles, sino que éstas deben ser complementadas con las de los demás sentidos, y ser todas coherentes entre sí para generar la sensación de realidad.

¿Y qué ocurre en cada paso de interpretación de señales?

Esto no se sabe a ciencia cierta, y hay todavía un rompecabezas por resolver pero algunas condiciones clínicas en humanos han arrojado un poco de luz sobre lo que debe estar ocurriendo para que los pulsos eléctricos provenientes de los receptores sensoriales sean descifrados e interpretados. El elemento clave es la memoria que debe estar participando activamente en la interpretación de cada señal (Torner y Aguilar-Roblero, 1992; Pereira y cols., 2007; Case y cols., 2015).

Actualmente se sabe de la participación del hipocampo en la interpretación de señales, pues las señales provenientes de la corteza somatosensorial llegan a los circuitos neuronales de la región CA1 del hipocampo, y ahí se van a cotejar contra las señales provenientes de la memoria que se han encontrado en los circuitos neuronales de la región CA3 (Pereira y cols., 2007; Robles-Muñoz y cols., 2014). Hasta donde se ha podido inferir a partir de los resultados experimentales, la nueva señal que llega al hipocampo en la región CA1 va a ser “comparada” con señales conocidas que se manifiestan en la región CA3, y de esa comparación el hipocampo debe determinar si el objeto representado por las señales es “nuevo” o si es un objeto “previamente conocido”. Esta comparación-juicio es sumamente importante, pues de ella se derivan las acciones inmediatas a emprender por el sujeto, esto es, si la comparación de señales en CA1/CA3 indican que el objeto es nuevo o que no estaba previamente en la escena sensorial, el sujeto buscará entonces nuevas y mayores evidencias sobre el objeto “nuevo” para determinar sus características y su peligrosidad, pero si el objeto ya era conocido y estaba previamente en el escenario sensorial y no parece peligroso, el sujeto no le dedicará mayor tiempo y seguirá hacia otro objetivo, pues biológicamente el objeto sentido no tiene mayor importancia (Pereira y cols., 2007). Estos resultados implican que la memoria es importante para hacer un escenario sensorial dinámico, que sirve para que el sujeto pueda tomar decisiones mentales que le lleven a conseguir sus ob-

jetivos (Torner y Aguilar-Roblero, 1992; Robles-Muñoz y cols., 2014; Case y cols., 2015).

La participación de la memoria en el reconocimiento de las señales sensoriales es más notable cuando hay alteraciones de ésta, lo cual ocurre en los pacientes con cuadros clínicos de demencia. De hecho, la demencia es diagnosticada clínicamente cuando se encuentran trastornos específicos de la memoria, por los cuales a los sujetos les es difícil identificar estímulos sensoriales adecuadamente. Por ejemplo, los trastornos de la estereognosia son propios de los pacientes con cuadros de demencia, quienes en condiciones de no visibilidad (se les pone una venda en los ojos) no pueden identificar por el simple tacto un objeto común puesto en la mano, como una llave, y el paciente pretende “reconocer” el objeto mencionando otros objetos como: botones, peines, piedras o cualquier cosa diferente a la llave (también pueden mencionar “llave” pero no por reconocimiento, sino por azar). Esto, que en la clínica psiquiátrica es un síntoma útil para el diagnóstico, nos permite inferir lo que debe suceder en los circuitos cerebrales para que pueda darse la identificación de las señales neuronales que llegan de los exteroceptores: las señales deben ser replicadas para que las réplicas de la original puedan ser sometidas a distintos circuitos cerebrales donde, las señales que provienen de los receptores sensoriales sean comparadas con las señales de la memoria. La identificación de una señal implica que ésta es similar a otra guardada en la memoria, y de ello deriva su “reconocimiento”. Para ser reconocida, la señal debe parecerse a una proveniente de la memoria, lo que lleva a la conclusión mental de que la piel debe estar sintiendo un elemento similar a otro ya conocido (Torner y Aguilar-Roblero, 1992; Pereira y cols., 2007). De ahí que la primera vez que un niño toque una llave, la va a tocar repetidamente para hacerse de diversas memorias de las señales sensoriales que se almacenan como partes del reconocimiento táctil de la llave en exploración, y cada vez que el niño toque de nuevo una llave la va a reconocer porque en su memoria táctil, las señales generadas por la llave recién sentida son muy parecidas a las señales almacenadas previamente en esa memoria, y esto se refuerza cada vez que el niño toca llaves. Ahora bien, el reconocimiento táctil de una llave es relativamente fácil si la piel que toca la llave es la de la mano, pero si se toca la llave en la piel de la espalda, quizá no pueda ser reconocida aunque la toque

varias veces. Esto se debe a que la cantidad de estímulos que surgen de los receptores de la espalda (protopáticos) es menor a los que surgirían si la llave se deposita en la mano (epicríticos), por la cantidad de receptores sensoriales que tiene cada segmento de la piel, siendo más abundantes en la mano, sobre todo en la yema de los dedos, comparativamente contra la cantidad de receptores en la piel de la espalda (Robles-Muñoz y cols., 2014).

Por otro lado, el tacto no siempre es una manera pasiva de sentir objetos del entorno. Está documentado que en muchas especies, el tacto motiva que el animal desarrolle conductas de intercepción con el objeto que toca, y de ello se ha desprendido que parte del conocimiento derivado del tacto se obtiene de una búsqueda propositiva. Un buen ejemplo de esto es que si queremos tener una idea del peso de un objeto cualquiera, vamos a intentar levantarlo, y el esfuerzo que realizamos para conseguir alzarlo es lo que nos lleva a calcular su peso. De este modo, los receptores de presión de la piel, junto con los de los husos neuromusculares y los de estiramiento, van a llevar orquestadamente las señales que se interpretarán como el peso calculado del objeto en cuestión (Robles-Muñoz y cols., 2014).

Diversas evidencias que permiten avanzar en el entendimiento de la interpretación de las señales sensoriales provienen de la clínica neuropsiquiátrica. Los estados de ansiedad pueden cambiar el reconocimiento de señales, en particular las que serían interpretadas como dolor. Este cambio depende de la modulación que hacen algunos neurotransmisores en el sistema nervioso; en el caso de la ansiedad el neurotransmisor que modula las señales es la noradrenalina, aunque en situaciones de mucha ansiedad la adrenalina liberada por la glándula suprarrenal puede incrementar esta modulación. La adrenalina suele disminuir la sensación dolorosa, permitiéndole al sujeto atacar o huir aun cuando esté lesionado. Hay muchas anécdotas de personas que en situaciones extremas pudieron caminar aun con fracturas de los miembros inferiores, o levantar objetos increíblemente pesados para salvarse o salvar a sus seres queridos. La noradrenalina participa en la regulación de la entrada de señales sensoriales, y es uno de los mecanismos de acción de la cocaína, la cual aumenta farmacológicamente las señales noradrenérgicas en las sinapsis del sistema nervioso, y ello lleva a las modificaciones sensorio-perceptuales de quien la consume.

Otra evidencia interesante es la morfina, la cual es empleada en clínica contra el dolor. Por ser muy adictiva, sólo está permitido su empleo en casos de pacientes terminales con dolor incoercible pero el efecto producido es muy interesante, ya que el sujeto bajo el efecto de la morfina (o sus derivados) reporta que sigue sintiendo el mismo dolor, pero su sensación dolorosa ya no tiene impacto emocional, los pacientes dicen que es como si “el dolor no doliera”. Y otro tipo de sustancias también pueden cambiar la interpretación de las señales sensoriales, como algunas drogas adictivas, particularmente el ácido lisérgico también conocido como LSD.

En el siguiente capítulo se aborda la biología celular del tacto.

Capítulo 9

BIOLOGÍA CELULAR DEL TACTO

Introducción

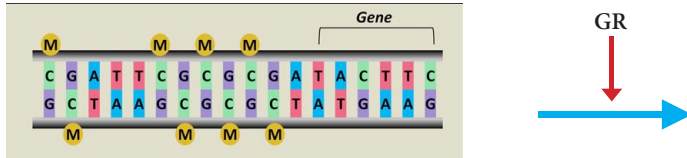
El sentido del tacto detecta las fuerzas que rodean la superficie del organismo, a través de terminaciones nerviosas procedentes de diferentes tipos de células que captan estímulos mecánicos como la vibración, la presión, la fuerza de estiramiento y el dolor y que además son capaces de responder ordenadamente a estos estímulos.

Tacto afectivo o emocional

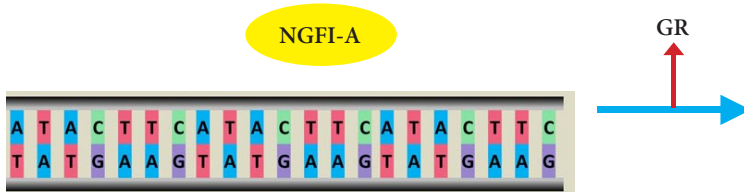
El sentido del tacto es fundamental para evitar el daño corporal, así como para que se produzca la conducta de apareamiento y el intercambio social. Es esencial también para el crecimiento y desarrollo cognitivo de las crías en los mamíferos (Kaffman y Meaney, 2007). Por ejemplo, en los roedores, durante la primera semana de vida, se observa que las crías son asistidas por la madre, quien aumenta la frecuencia de la conducta de lamer y de aseo personal.

Este comportamiento maternal se ha relacionado con los cambios bioquímicos que se llevan a cabo en el núcleo celular durante esta etapa de la vida. Dichos cambios se deben a diferentes grados de reacciones de metilación o desmetilación del ADN, justo en los elementos promotores que controlan la expresión de los genes relacionados con el comportamiento en el cerebro. La estabilidad química que se observa después de la metilación o desmetilación del ADN en las células, se conserva en las células hijas después de la división celular (mitosis), proporcionando un andamio molecular, que hace posible que estos cambios de expresión génica se mantengan durante toda la vida y se relacionen con los rasgos de comportamiento inducidos por la atención materna postnatal (Figura 9.1) (Kaffman y Meaney, 2007).

Aunque el tacto es indispensable para la vida diaria y su recepción en mamíferos principia desde la infancia (Figura 9.1), en situaciones de enfermedad o daño, este sentido puede ser devastador, ya que cuando existe un desarreglo de esta vía se produce una hipersensibilización al dolor. Por esta razón las vías de señalización que regulan el sentido del tacto están siendo muy estudiadas (Kung, 2005; Chalfie, 2009).



PANEL A. Asistencia materna baja, alta metilación del ADN en el cerebro medio. Disminución de glucocorticoides unidos a su receptor (GR). Incremento de la actividad hipotálamo-hipófisis-adrenales, aumento de estrés.



PANEL B. Asistencia materna alta, desmetilación del ADN en el cerebro medio. Aumento de glucocorticoides unidos a su receptor (GR). Disminución de la actividad hipotálamo-hipófisis-adrenales, estrés bajo.

Figura 9.1. El patrón de metilación del ADN establecido al principio de la vida implementará la receptividad al tacto en los mamíferos desde la infancia, regulando la actividad del eje hipotálamo-hipófisis-adrenales que persistirá durante toda su vida adulta. La alta asistencia materna se asocia con la desmetilación del ADN que, unido al factor de transcripción NGFI-A, genera la síntesis del receptor de glucocorticoides (GR) en el hipocampo. La estabilidad de esta modificación bioquímica del ADN explica cómo los eventos que se llevan a cabo en la infancia forman el patrón de conducta en los adultos. Modificada de Kaffman y Meaney, 2007.

9.1 Sensación táctil y el dolor

La sensación táctil y el dolor son captadas a través de una gran variedad de neuronas sensitivas que inervan la piel y que permiten diferenciar los dis-

tintos estímulos. Estos estímulos pueden ser mecánicos ino cuos, que son detectados por receptores mecánicos “suaves” como cuando aplicamos un estímulo inofensivo: tacto suave, apoyarnos en algo, respirar, movernos. Cuando con estos estímulos suaves aparece dolor, utilizamos el término de alodinia (“otro dolor”) por ejemplo, cuando una herida se encuentra en etapa de cicatrización, se presenta una sensación de dolor suave (el individuo se encuentra adolorido) y se habla de alodinia. Esta sensación va impedir que la zona en reparación sea utilizada hasta que se haya curado. En la alodinia participan terminaciones neuronales finas o receptores suaves como se les conoce.

También se han descrito termorreceptores que le indican a la conciencia el cambio de temperatura y los nociceptores que alertan al organismo sobre el dolor que se está produciendo (Figura 9.2). Sin embargo, existen terminaciones nerviosas táctiles muy especializadas como los corpúsculos de Paccini y los de Meisner (Figura 9.2) que captan las vibraciones y le indican a la conciencia de qué textura de trata.

Otro tipo de mecanorreceptores son los de Merkel (Figura 9.2) que dan información acerca de la configuración espacial y de las características de los bordes y curvatura del material que se está tocando.

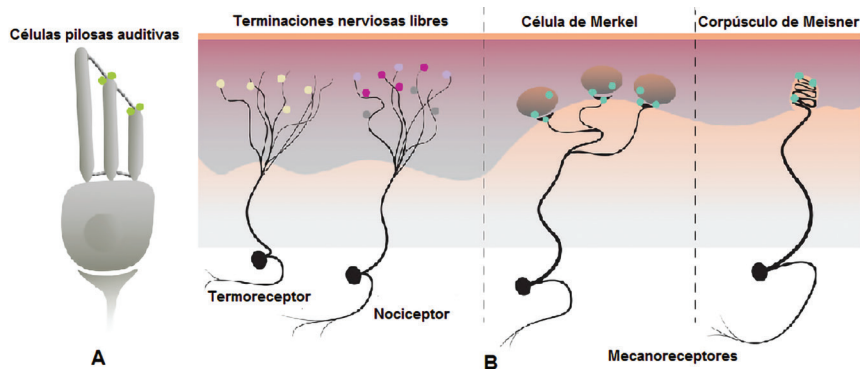


Figura 9.2. A. Células pilosas auditivas que responden a las vibraciones sonoras con un movimiento ciliar. B. Neuronas somato-sensoriales que detectan estímulos mecánicos y térmicos. Modificado de Ranade SS *et al.*, 2015.

9.2 Captación de la señal táctil por los mecanorreceptores

En los mamíferos, la señal táctil producida en los mecanorreceptores se traduce en una señal eléctrica que se propaga a través de las fibras nerviosas que los inervan. Los mecanorreceptores son canales catiónicos que pertenecen a la familia de proteínas conocidas con el nombre de TREK-1, TRAAK y Piezo.

Los canales TREK-1, TRAAK son canales de K^+ sensibles a las fuerzas mecánicas impartidas a través de la membrana lipídica; la entrada de estos cationes puede provocar la despolarización de la membrana (Alloui A. *et al.*, 2006).

En condiciones experimentales, TREK-1 es un canal de iones polimodal cuya actividad está regulada por una amplia gama de estímulos incluyendo la fuerza mecánica, la temperatura, ácidos grasos poliinsaturados (PUFA) tales como ácido araquidónico, anestésicos inhalatorios y los cambios de pH. TREK-1 se expresa en el Sistema Nervioso Central (SNC) y en las neuronas sensitivas del ganglio dorsal; asimismo se expresa conjuntamente con el canal nociceptivo conocido como TRP (Ranade S.S. *et al.*, 2015). La pérdida de estos canales vuelve a los animales más sensibles al dolor e induce convulsiones (Alloui A. *et al.*, 2006).

El canal TRAAK (Figura 9.3) además de activarse con fuerzas mecánicas, en condiciones experimentales también se activa con soluciones anfipáticas produciendo una curvatura en la membrana. La falta de estos canales aumenta la sensibilidad al dolor (Ranade S.S. *et al.*, 2015). Se encuentra exclusivamente en el sistema nervioso y su estructura cristalina, vista con rayos X ha sido descrita (Brohawn *et al.*, 2012).

Recientemente, los canales piezo han sido descritos detalladamente y favorecen el paso de cationes divalentes (Piezo 1), son de estructura compleja y se encuentran en muchos tejidos. El Piezo 2 se expresa en las células de Merkel (Figura 9.2) y se estimula con el tacto delicado, sin embargo, algunos estudios muestran que cuando se bloquea el Piezo 2 farmacológicamente, se pierde también la sensación al dolor; estos resultados indican que las células de Merkel están inervadas a varios tipos de fibras nerviosas (Woo *et al.*, 2015).

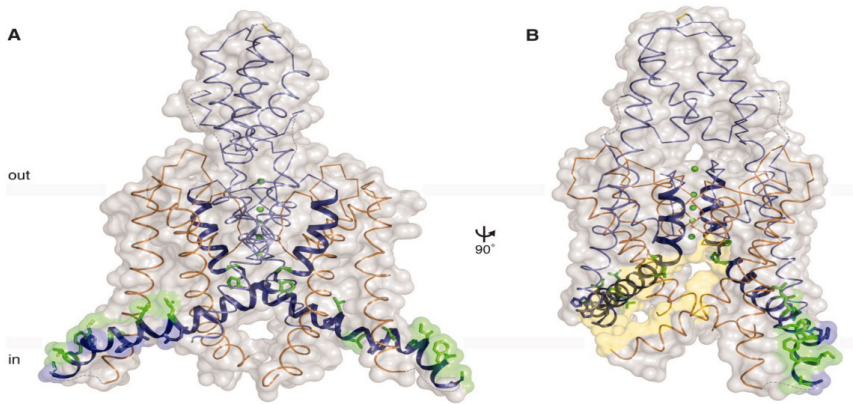


Figura 9.3. Estructura cristalina del canal TRAAK de potasio. Vista desde la membrana, en azul y naranja los péptidos que forman el poro del canal. En esferas verdes el ión K^+ . B) Vista girada 90° con respecto a A) de la abertura lateral del canal, en color amarillo aparece la cavidad central del canal. Modificado de Brohawn *et al.*, 2012.

En los humanos, las mutaciones de los genes que codifican estas proteínas (Piezo 1 y Piezo 2) producen alteraciones en sus funciones. Estas alteraciones se han relacionado con diferentes enfermedades genéticas autosómicas raras como el síndrome de Gordon (GS), caracterizado por paladar hendido y contracturas congénitas de las manos y los pies, y el de Marden-Walker que se caracteriza por la caída del párpado superior, microcefalia, mandíbula pequeña, contracturas articulares múltiples, dedos muy largos, curvatura anormal de la espina dorsal, así como retraso en el desarrollo motor. Este síndrome también se ha asociado con riñones displásicos, con el corazón del individuo situado del lado derecho del cuerpo y agenesia del cuerpo calloso (MJ *et al.*, 2014).

Los canales Piezo 1 son estructuralmente triméricos (tres monómeros) y presentan un solo poro central. Funcionan como selectores de cationes y se estimulan sensiblemente debido a su exposición a diferentes fuerzas mecánicas como la succión, los golpes fuertes y los raspones en la piel. Estos estímulos aumentan la tensión de la membrana celular y cuando alguno de sus monómeros fuera del poro se activa se produce una corriente eléctrica. Por esta razón se indica que estos canales poseen actividad in-

trínseca de mecano-transducción, ya que permiten la entrada de cationes y la despolarización membranal, la cual se propaga como una corriente eléctrica. (Zhao Q *et al.*, 2016).

Los impulsos eléctricos formados a partir los mecanorreceptores llegan, a través de axones sensitivos aferentes, a las neuronas somato-sensoriales presentes en el ganglio trigémino, colocado cerca del cráneo, o a los ganglios posteriores del nervio espinal enclavados en cada vértebra y de aquí pasan hacia el sistema nervioso central en donde se procesan e interpretan las sensaciones táctiles. Las ramas periféricas de estos axones aferentes que inervan la piel y otros órganos propagan el estímulo sensorial en forma de potenciales de acción.

Las propiedades electrofisiológicas de estas fibras aferentes han servido para clasificar a los receptores del tacto. Estas fibras pueden o no estar cubiertas por una capa de mielina, y se clasifican por la velocidad de propagación de su potencial de acción en tres tipos: de tipo A β , A δ y fibras C.

En las de tipo A β , el axón está cubierto por una espesa capa de mielina por lo que la propagación del potencial de acción es rápida, mientras que el axón de las A δ está cubierto por una delgada lo que hace que el impulso nervioso pase a menor velocidad, y en las de fibras C que son amielínicas, el impulso pasa muy lentamente (Smith y Lewin, 2009).

Las de tipo A β son muy sensibles, es decir, tienen un umbral bajo de excitación por lo que es probable que correspondan a los receptores “finos”, mientras que las fibras aferentes A δ y C tienen un alto umbral y por tanto son de baja sensibilidad, además de que presentan patrones de proyección al SNC, por lo que se ha pensado que pertenecen a los nociceptores (Smith y Lewin, 2009). Sin embargo, los corpúsculos de Meisner y los de Merkel (Figura 9.2) están inervados por los tres tipos de fibras, lo que indica la complejidad de ambos mecanorreceptores para detectar las sensaciones táctiles finas y de dolor (Paré *et al.*, 2001; Woo *et al.*, 2015). Es conocido que las células de Merkel son complejos epidérmicos que presentan dos tipos de canales iónicos: Piezo 2 y canales de Ca²⁺ dependientes de voltaje, por lo que pueden inducir dos respuestas táctiles diferentes (Woo *et al.*, 2014).

Las fibras aferentes de las células de Merkel hacen sinapsis con las neuronas espinales sensitivas y liberan al surco sináptico, neuroproteínas y neurotransmisores (Haeberle *et al.*, 2008), este estímulo se transforma en un potencial eléctrico, lo que aparentemente produce la discriminación de las sensaciones táctiles. Este potencial de acción se transmite a través de la activación de canales de Ca^{2+} dependientes de voltaje (Woo *et al.*, 2015).

Excepcionalmente, algunas de las fibras C aferentes presentan un umbral bajo de excitación, por ejemplo, las que inervan el pelo corto de los animales. Su umbral es todavía más bajo que el necesario para producir la nocicepción, por esta razón se ha supuesto que estas fibras C contribuyen a la hipersensibilidad que se observa después de mover el pelo del animal en la dirección contraria a su crecimiento o en una lesión. También se ha pensado que estas fibras podrían participar como componentes del tacto afectivo o emocional del que se habló en la primera parte (Seal *et al.*, 2009; Olausson *et al.*, 2002; Löken *et al.*, 2009).

9.3 Importancia de las proteínas G acopladas a receptores en las señales de dolor y la comezón

Los receptores unidos a las proteínas G forman una gran familia con 850 miembros aproximadamente; éstos establecen rutas de señalización al interior de las células con la finalidad de armonizar la función de éstas con el resto del organismo. Pueden unirse a diversas moléculas como hormonas proteicas, neurotransmisores, esteroides, péptidos, purinas, nucleósidos, lípidos, proteasas y agentes parácrinos, así como a fotones, fragancias y saborizantes, por lo que participan en una gran cantidad de funciones fisiológicas y patológicas.

Por la diversidad de las funciones en las que participan, algunos de estos receptores unidos a proteínas G (GPCRs) han sido utilizados como blancos terapéuticos importantes en el manejo del dolor (nocicepción) y de la comezón, por lo que se conocen también como nociceptores y prurito-receptores. Durante la enfermedad, estos GPCRs pueden sufrir cambios dinámicos, en su expresión o número, en las neuronas sensoriales primarias.

Las neuronas sensitivas primarias se encuentran en el asta posterior de la médula espinal y en el tronco del encéfalo, así como en los ganglios espinal, trigémino y vagal. Estas neuronas expresan los GPCRs en condiciones fisiológicas normales; están involucradas en la nocicepción y transmiten el impulso nervioso a las neuronas sensoriales secundarias liberando al surco sináptico glutamato, sustancia P, neurocininas y el péptido semejante a calcitonina, los cuales activan a los GPCRs de las neuronas secundarias espinales, también presentes en el asta posterior (Mantyh, 1995). Su axón ascendente atraviesa en forma cruzada hacia el lado opuesto de la médula espinal en donde se pone en contacto con la secundaria en el asta posterior y puede pasar el impulso nervioso al tronco encefálico y de ahí al sistema de activación reticular, al tálamo o al cerebelo, por lo que estas neuronas pueden transmitir la sensación del dolor o de la picazón al cerebro (Figura 9.4).

En el caso del tacto y ciertos tipos de dolor, la neurona sensorial terciaria tiene su soma en el núcleo ventral posterior del tálamo y finaliza en el giro post-central situado en el lóbulo parietal del cerebro (Figura 9.4).

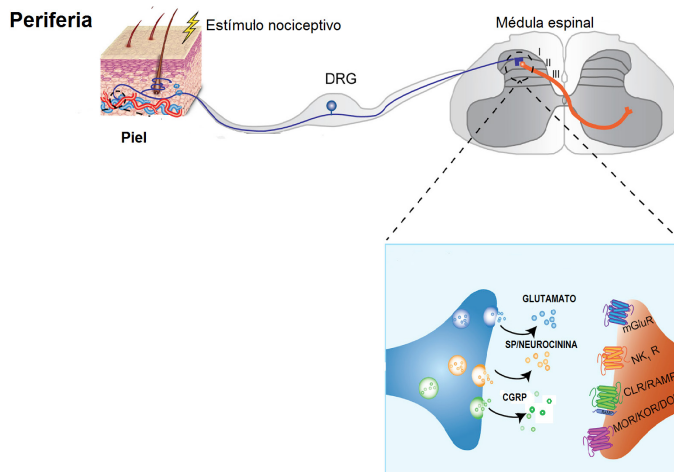


Figura 9.4. Participación de los GPCR en el dolor y la comezón. Transmisión desde la periferia a las neuronas aferentes primarias. Estas terminales liberan glutamato, sustancia P (SP), neurocininas y el péptido semejante a calcitonina (CGRP) que activa a los GPCRs de las neuronas secundarias en las astas posteriores para promover la transmisión hacia el Sistema Nervioso Central. Modificado de Geppetti *et al.*, 2015.

9.4 Rutas de señalización intracelular de los GPCRs en el dolor y la comezón

Neuronas sensitivas primarias

Los GPCRs presentes en estas neuronas, al unirse con su ligante, activan múltiples rutas que convergen en la apertura de los canales catiónicos de potencial transitorio (TRP). Estos canales pueden ser de varios tipos dependiendo de la señal que los activa: TRPV1, TRPA1 y TRPV4.

El flujo de cationes al interior de la neurona sensitiva primaria, por estos canales, estimula a su vez a los de Na^+ dependientes de voltaje, que median la despolarización neuronal y la transmisión de este impulso al sistema nervioso central, tanto en el dolor como en la comezón (Figura 9.5).

Los canales TRP requieren para activarse de la fosforilación inducida por la cadena de señalización, iniciada por los GPCRs (Figura 9.5). Una vez que cambia la configuración química de estos receptores, debido a la unión de un neuropéptido o neurotransmisor, se activa la proteína Gs y la subunidad α de ésta activa a la adenilato ciclasa. Esta enzima cataliza la transformación de ATP a AMPc; el AMPc fosforila a la proteína cinasa A (PKA) quien es la responsable de unir un grupo fosfato a los canales TRP, relacionados con el dolor, la detección del calor nocivo y la comezón. Con esta acción los TRP se abren y permiten el flujo de cationes al interior de la membrana, la despolarización neuronal y la transmisión, tanto de la señal de dolor como de la detección del calor nocivo y la picazón, alertando al sistema nervioso (Figura 9.5). Sin embargo, puede activarse también la proteína Gi/o (G inhibitoria) bloqueando esta vía e induciendo la pérdida del dolor (analgesia), la comezón y la detección del calor nocivo (Geppetti *et al.*, 2015).

Los GPCRs también pueden activar a la proteína Gq cuya subunidad α produce una ruptura de los fosfolípidos de la membrana al excitar a la enzima fosfolipasa que cataliza esta reacción. Los productos formados a partir de esta transformación son el ácido araquidónico y los ácidos grasos que al unirse a los canales TRP estimulan también su apertura. Por otro lado, las subunidades beta (β) y gama (γ) de la proteína Gq también son capaces de abrir a los canales TRP bajo el estímulo de la comezón. Como resultado de la despolarización de estas fibras, se liberan al surco sináptico

péptidos específicos que la median las sensaciones comezón e inflamación neurogénica (Figura 9.5) (Gapetti *et al.*, 2015).

La activación de los receptores TRP también se ha asociado con el reflejo de rascado que puede ser causado por varios estímulos como, por ejemplo, los mecánicos, eléctricos y químicos. Este reflejo tiene un papel importante en los animales ya que libera al organismo de irritantes, como los introducidos por los mosquitos después de una picadura. Otro ejemplo de esto es la activación del receptor de histamina, asociado con las proteínas G que inducen comezón, enrojecimiento y la aparición de ronchas en la piel. La cascada de señalización de este receptor demuestra su asociación con la activación de canales TRP. Este receptor está presente en las neuronas sensitivas primarias y también puede inducir nocicepción al mismo tiempo. Ambas sensaciones se han asociado con la activación de la cascada de señalización iniciada por la proteína Gq (Figura 9.5). Recientemente, el grupo de Thomas Voets, en 2018 (Vandewauw *et al.*) demostró que los canales TRP (TRPM3, TRPV1 y TRPA1) conjuntamente tienen la habilidad de despertar la respuesta somatosensorial al calor en las neuronas sensitivas que se encuentran en la piel. La eliminación farmacológica de esta triada de canales evita selectivamente las respuestas al calor de estas neuronas sensitivas.

Sin embargo la comezón crónica produce cuadros clínicos que aún no han podido ser resueltos por la farmacología actual y se piensa que su origen es la activación de los GPCRs, que debido a su naturaleza dinámica, pueden adoptar una estructura química semejante a la que presenta con el agonista, aun en ausencia de éste lo que tiene mucha importancia en el desarrollo del dolor y la comezón. Esta activación se denomina constitutiva y debido a su importancia se ha estudiado mucho en la última década (Dong *et al.*, 2001).

Receptores acoplados a proteínas G que inducen comezón a través de canales TRP

Además del receptor a histamina, existen otros receptores acoplados a las proteínas G que se conocen como Mas o Mrgprs que se han identificado en el ratón y que al activarse inducen la comezón. Por ejemplo, la activación del MrgprA3 con cloroquina, la droga anti-malaria, induce una fuerte comezón que es resistente a los antistamínicos. (Dong *et al.*, 2001). Estos receptores

(Mrgprs) también se han relacionado con la activación de los canales TRP y se han tipificado en las neuronas primarias; pueden ser activados por el aceite de mostaza, el formol y el agua oxigenada. Su ruta de señalización es dependiente de las subunidades $\beta\gamma$ de las proteínas G (Figura. 9.5).

La serotonina, al igual que la histamina, induce la comezón, el enrojecimiento y la aparición de ronchas en la piel humana. Menos el 5-HT₃, todos los receptores de serotonina están acoplados a las proteínas G (Bockaert *et al.*, 2006). El receptor específico de serotonina 5-HT₇ induce comezón mediada por los canales de Ca²⁺ TRP. Estos canales se activan por la ruta $\beta\gamma$ de las proteínas G (Figura 9.5).

Los leucotrienos producen comezón cuando se unen a su receptor LTB₄, el cual está acoplado a las proteínas G y activa los canales TRP (Figura 9.5). Por este mecanismo, los leucotrienos pueden inducir varios tipos de condiciones en la piel como la dermatitis atópica, psoriasis y el Síndrome de Sjögren-Larsson que se caracteriza por la piel áspera y escamosa, espasmos de las piernas y retraso mental (Ruzicka *et al.*, 1986; Willemsen *et al.*, 2001). Cuando el receptor LTB₄ se activa por la presencia de esfingosilfosforilcolina (un metabolito de la esfingomielina) en la sangre, se produce la dermatitis atópica (Adoh *et al.*, 2009).

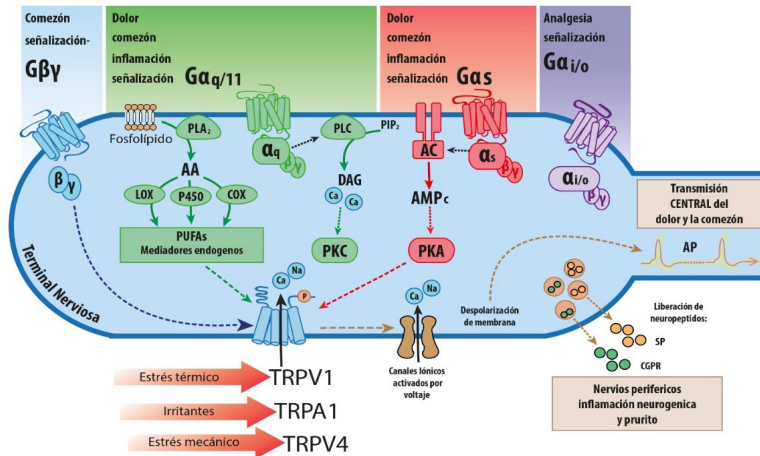


Figura 9.5. Activación de canales iónicos del tipo TRP por diferentes vías de señalización. Modificado a partir de Gapetti *et al.*, 2015.

Los ácidos biliares presentes en la sangre, principalmente el quenodeoxicolato, han sido considerados como prurito génicos, debido a que se acumulan en la piel de las personas (Varadi, 1974; Mela *et al.*, 2003). El receptor que une a estos ácidos biliares es el TGR5, acoplado a proteínas G. Se encuentra en las neuronas primarias y se expresa conjuntamente con los canales TRP. Las evidencias farmacológicas indican que la activación de los canales TRP depende de las subunidades $\beta\gamma$ de las proteínas G y de la proteína quinasa C (PKC) (Figura 9.5) (Lieu *et al.*, 2014).

Las endotelinas son péptidos secretados por las células endoteliales quienes forman un epitelio en el interior de los vasos sanguíneos. Cuando se encuentran presentes en la sangre las endotelinas producen la sensación de comezón en la piel humana además de enrojecimiento y la aparición de ronchas. Estos péptidos se unen al receptor de endotelinas ETa que se expresa en las neuronas primarias pero también en otros tejidos no neurales. Su cadena de señalización parece no estar asociada a proteínas G ni a los canales TRP (Sun, 2016).

Los receptores activados por proteasas (PAR2) pertenecen a los acoplados a proteínas G. Éstos pueden ser activados por tripsins, triptasa, catepsina S (proteasa de cisteína) y la mucunaina, una proteasa que se obtiene de la leguminosa conocida como *Mucuna pruriens* (Steinhoff *et al.*, 2000; Reddy *et al.*, 2008). Estas proteasas se expresan en varias enfermedades que producen severa comezón. El mecanismo de señalización de este receptor no es claro, pero se conoce que sus agonistas activan a los canales TRP e inducen hiperalgesia (dolor profundo) y comezón.

La linfopoyetina es un citosina de la piel que induce comezón y dermatitis atópica. Se une al receptor TSLP unido a proteínas Gq y se encuentra distribuido en las neuronas primarias. Activa a los canales TRP por la vía de activación de la fosfolipasa C (Figura 9.5) (Wilson *et al.*, 2013).

La interleucina 31 (IL31) es otra citosina producida por las células T; esta citosina induce un fuerte prurito como en la dermatitis atópica, dermatitis alérgica y en el linfoma de células T cutáneo. Se une al receptor IL31RA y se expresa también en las neuronas primarias. Estas neuronas responden a la capsaicina (principio activo del chile que produce la sensa-

ción de picor) y al aceite de mostaza. Este receptor está acoplado a las proteínas G y activa a los canales TRP por lo que se produce una fuerte comezón (Cevikbas *et al.*, 2014; Oh *et al.*, 2013).

El estrés oxidativo también contribuye a varios desórdenes de la piel, particularmente a las alergias. En este caso, los canales TRP se pueden activar con irritantes oxidantes como el peróxido de hidrógeno que activa los canales de Ca^{2+} en las neuronas primarias (Anderson *et al.*, 2008; Guan *et al.*, 2010).

Regulación bioquímica de las sensaciones del dolor, la comezón y reflejo de rascado

En farmacología y medicina es muy importante conocer los mecanismos bioquímicos de regulación del dolor, la comezón y el reflejo de rascado debido a que están involucrados en diferentes enfermedades crónicas, las cuales requieren tratamientos con fármacos.

Inhibición de los canales TRP

Diversos estudios han demostrado que, curiosamente, la sensación de comezón puede inhibirse cuando también se produce dolor en la misma zona afectada. Esto se debe a que ambas sensaciones se producen cuando se activan los canales TRP, de los cuales se ha hablado más arriba.

La producción de endorfinas por el cuerpo puede contribuir a la inhibición tanto del dolor como de la comezón, debido a que éstas actúan sobre los receptores de opioides que se localizan en las interneuronas espinales. Estas son neuronas inhibitorias gabaérgicas que detienen el impulso nervioso debido a que liberan al surco sináptico al ácido gama amino butírico (GABA); este neurotransmisor induce la hiperpolarización membranar de la neurona postsináptica bloqueando la transmisión nerviosa (Akiyama *et al.*, 2011).

En enfermedades crónicas como el prurigo nodularis (Ständer *et al.*, 2004) que se caracteriza por una fuerte comezón en brazos y piernas que induce la aparición de nódulos, así como en la mastocitosis en la que se observa la presencia de gran cantidad de mastocitos (granulocitos) en la

piel (Seike *et al.*, 2005) acompañada de una fuerte comezón en la dermatitis atópica y en muchas otras irritaciones de los ojos y la nariz (Alenmyr *et al.*, 2009) se sobreexpresa el canal TRPV1 (Huang *et al.*, 2008).

Se ha demostrado que, cuando se sobreexpresa el canal TRPV3 se puede desencadenar la producción de varias sustancias que contribuyen a la inflamación de la piel, como la prostaglandina 2, ATP, óxido nítrico y factor de crecimiento necrosante (Sun y Dong, 2016), por lo que actualmente se están llevando a cabo pruebas con agonistas y antagonistas de las distintas variedades de los canales TRP.

Entre los agonistas del canal TRPV1, que se han probado en forma tópica, están la capsaicina y la resiniferatoxina. El tratamiento de la piel con estas sustancias ha demostrado tener una eficacia comprobada sobre la comezón (Sun y Dong, 2016).

En el caso de los antagonistas de este canal, se ha probado recientemente el GRC 17536 (Mukhopadhyay *et al.*, 2014) que promete ser un tratamiento para mitigar el dolor producido por la neuropatía diabética. El mentol también ha probado que reduce la picazón en los casos del prurito resistente a los distintos tratamientos de la amiloidosis liquenoide, que forma pápulas de color púrpura en la piel. El mentol es un agonista de los canales TRPM8 (Sun y Dong, 2016). Otra forma en la que se regula normalmente la actividad de estos canales es modificando la expresión de las proteínas G, de las que se habló ampliamente en párrafos anteriores.

9.5 Regulación de la expresión GPCRs en la membrana celular de neuronas que participan en las sensaciones del dolor, la comezón y reflejo de rascado

La presencia de los GPCRs en las membranas neuronales es dinámica y se regula por varios mecanismos:

1. Degradación del ligante o agonista que se produce por la presencia de enzimas (neuropeptidasas) que hidrolizan a los neuropéptidos presentes en el líquido extracelular, lo que elimina su efecto biológico. Por ejemplo, la neprilisina (EC 3.4.24.11) que degrada a la

sustancia P, la bradiquinina y las encefalinas presentes en el líquido extracelular. Por tanto, los inhibidores de estas neuropeptidasas tienen una aplicación terapéutica como analgésicos (Bonnard *et al.*, 2015).

2. Desensibilización del receptor (GPCRs) impide la transmisión de la señal primaria iniciada por el agonista. En este caso, los receptores, activados por su agonista, son fosforilados por las proteincinasas (GRKs). El complejo receptor-agonista fosforilado muestra gran afinidad por las β -arrestinas, que son las proteínas encargadas de desacoplar este complejo de la proteína G. Al separarse los GPCRs de esta proteína (G) se desensibilizan, debido a la interrupción de la ruta de señalización por lo que, si el agonista es una droga opioide, por ejemplo, se pierde el efecto de analgesia. Las GRKs regulan la severidad del dolor (hiperalgesia) y de la inflamación, por lo que también pueden ser un blanco terapéutico (Eijkelkamp *et al.*, 2010).
3. Desunión de las proteínas de membrana. Tanto los GPCRs como la adenilato ciclasa, las PKA, PKC y los canales TRP se encuentran reunidos en la membrana celular, formando un complejo ensamblado con las cinasas de anclaje. Estas proteínas tienen la capacidad de fijar las otras a la membrana neuronal y son necesarias para el desarrollo de la nocicepción, se les conoce como cinasas AKAP79/150 y facilitan la sensibilización de los canales TRP (Efenдиеv *et al.*, 2013). Con base en este concepto, el desarrollo de drogas que rompan este ensamblaje podrían ser terapéuticas en el caso del dolor.
4. Endocitosis o internalización del receptor. Los GPCRs activados son dinámicos en la membrana y pueden formar plegamientos en ésta (endosomas) manteniéndose en el interior de la vesícula formada e incluyéndose más tarde en el citoplasma. Por este mecanismo de internalización pueden regularse las sensaciones del dolor y la comezón.

La endocitosis, por tanto, modera la cantidad de receptores presentes en la membrana y se produce cuando existe una alta concentración de agonistas en el surco sináptico. Los opioides, presentes en el surco sináptico, se unen

a los GPCRs en el dolor y facilitan la internalización de éstos en endosomas, en las neuronas de todo el sistema nervioso, regulando la intensidad del dolor. Este hecho podría explicar la tolerancia que desarrollan los pacientes tratados con medicamentos opioides.

Sin embargo, no todos los agonistas de los GPCRs son capaces de inducir la endocitosis en este receptor, la morfina, por ejemplo, que también es un opioide, es incapaz de estimularla (Pradhan *et al.*, 2010). No obstante, la morfina también desarrolla tolerancia y esto se debe a que puede unirse a algún canal de membrana, distinto a los GPCRs, provocando también la internalización de dicho canal (Pradhan *et al.*, 2010).

Una vez internalizados los GPCRs pueden reciclarse a la membrana o degradarse en la vesícula, esto depende del subtipo de receptor y de las condiciones de estimulación. Un ejemplo del reciclado de los GPCRs se presenta cuando existe una exposición prolongada al agonista.

Se ha visto que en el interior de los endosomas se encuentran presentes β -arrestinas (Oakley *et al.*, 1999); cuando algún subtipo de GPCRs tiene baja afinidad por estas β -arrestinas en los endosomas, este receptor se recicla rápidamente a la membrana y se re-sensibiliza, mientras que cuando tiene una alta afinidad por esta proteína en el endosoma, este mismo proceso ocurre muy lentamente (Schmidlin *et al.*, 2003).

La degradación del agonista en el endosoma se lleva a cabo cuando está presente la enzima-1, convertidora de endotelina (ECE-1, EC 3.4.24.71) que se ha demostrado que es capaz de degradar a la sustancia P y al péptido semejante a calcitonona, liberando al receptor que se recicla a la membrana y se re-sensibiliza (Padilla *et al.* 2007; Roosterman *et al.*, 2007). La enzima-2 es la responsable de la degradación de los opioides en los endosomas permitiendo que sus receptores emigren y re-sensibilicen en la membrana (Gupta *et al.*, 2015).

Hasta la fecha poco se sabe acerca de la contribución de la señal producida por los endosomas en el dolor y la comezón. Sin embargo, se ha visto que el estímulo doloroso puede disparar la endocitosis de los GPCRs y que la señal que produce la endotelina dentro de los endosomas de las neuronas

de los ganglios dorsales de la médula espinal induce la comezón (Kido-Nakahara *et al.*, 2014).

9.6 Papel de los opioides en la regulación de sensaciones táctiles

En algunas ocasiones en la clínica pueden detectarse pacientes que presentan hipersensibilidad al dolor con estímulos mecánicos inocuos; por ejemplo, el movimiento de objetos sobre la piel o la ligera presión sobre ésta provocan dolor, lo que también se conoce como alodinia mecánica.

Este dolor neuropático se debe a que existe una lesión en los axones mielinizados de las fibras A α , A β (mielinizadas) y A δ (recubrimiento delgado de mielina) del nervio de la raíz dorsal del ganglio espinal (Costigan, 2009; Torsney *et al.*, 2011). Estos datos indican que las fibras aferentes A contribuyen al dolor producido por el tacto, por lo que los tratamientos dirigidos a mejorar la condición de estas fibras pueden solucionar también la alodinia mecánica.

Los receptores de opioides Delta, Kapa y Mu (DOR, KOR y MOR, respectivamente) están acoplados a proteínas G y regulan la neurotransmisión aferente de los nervios de la raíz dorsal del ganglio espinal (Williams *et al.*, 2001). La morfina, la oxiconona (agonista de los receptores KOR y MOR) y el fentanil (agonista principal del receptor MOR) son opioides que se utilizan para calmar el dolor agudo pero no han mostrado eficacia para tratar el dolor neuropático (Mcnicol *et al.*, 2013).

Sin embargo, los agonistas selectivos para los receptores DOR inducen un efecto anti-alodínico en ratones hipersensibles al dolor neuropático e inflamatorio, por lo que estos DOR también parecen estar presentes en las fibras aferentes mielinizadas de los mecanorreceptores que forman los corpúsculos de Meissner y los complejos de Merkel, así como en la circunferencia de los folículos pilosos (Figuras 9.2 y 9.6) (Gavériaux-Ruff, 2011; Scherrer *et al.*, 2009). Además, los receptores DOR también se encuentran en las fibras C de los nociceptores que liberan al surco sináptico a la sustancia P (SP) (Figuras 9.4 y 9.6) (Guan *et al.*, 2005).

Este dato es importante en la clínica del dolor para mejorar las alternativas terapéuticas con las que se cuenta hasta la fecha con la finalidad de mejorar la hipersensibilidad producida por daños en las fibras sensitivas aferentes.

Los agonistas del receptor MOR regulan la liberación del neurotransmisor peptidérgico de las fibras A y C de los nociceptores aferentes de las neuronas del ganglio dorsal (Heinke *et al.*, 2011; Bardoni *et al.*, 2014). La acción de estos receptores de opioides en el sistema nervioso es la de disminuir la neurotransmisión de los estímulos. Su mecanismo de acción es a través de activar las proteínas G inhibitorias, cuyas subunidades $\beta\gamma$ median la conductancia de un canal iónico (Figura 9.5). En las neuronas sensitivas, los agonistas de MOR inhiben la activación de los canales de Ca^{2+} y, en esta forma, disminuye la liberación de glutamato de las fibras C aferentes de los nociceptores y, por tanto, la transmisión del impulso nervioso.

Sin embargo, la población de neuronas mielínicas del ganglio dorsal de la médula espinal que expresan DOR es diferente a las que expresan MOR, lo que sugiere que la sensación al dolor es procesada tanto por las neuronas sensitivas espinales que expresan DOR como las que expresan MOR (Figura 9.6). Los agonistas de ambos receptores reducen tanto el dolor agudo producido por estímulos mecánicos (daño tisular del nervio) y calor (pacientes quemados) como el dolor crónico producido por estímulos mecánicos débiles esencialmente.

El receptor DOR asociado con las fibras aferentes mielinizadas se ha descrito como el principal responsable de la alodinia mecánica cuando es estimulado, por lo que las terapias anti-alodínicas deben dirigirse hacia estos receptores y no a los MOR (Bardoni *et al.*, 2014).

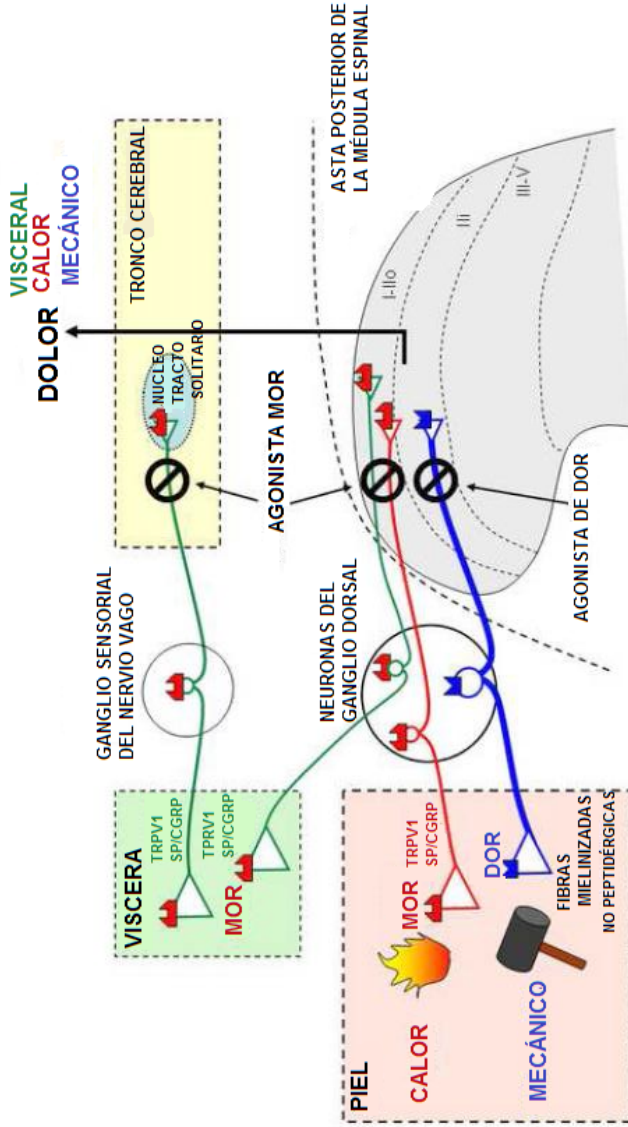


Figura 9.6. Expresión de los receptores de opioides delta (DOR) y mu (MOR) en las neuronas sensoriales primarias. Blancos farmacológicos para diferentes expresiones de dolor. Modificado a partir de Scherrer *et al.*, 2009.

Conclusión

De todos los datos mencionados en este capítulo, se puede inferir que la primera señal mecano-sensorial (como la que se explicó en la sección 2.1) que recibe el organismo se capta a través de estructuras celulares morfológicamente especializadas. Empero el tejido no especializado también es capaz de responder a estímulos mecánicos, por lo que no se ha probado aún si estas células tan especializadas son las responsables de transmitir este estímulo mecánico o solamente regulan su intensidad.

Los canales iónicos excitatorios, que se encuentran presentes en las neuronas espinales y en las de los ganglios dorsales, son las centrales de los estímulos mecánicos que se producen en la periferia del organismo. Estos canales pertenecen a las familias TRP y Piezo que, hasta este momento, solamente han sido descritos en los humanos. Estos canales modulan la respuesta a estímulos por varios mecanismos de transducción de señales celulares diferentes.

En la actualidad, todavía es necesario mejorar las técnicas empíricas para poder entender plenamente el mecanismo de acción de los receptores del tacto, incluyendo el desarrollo de nuevos marcadores de éstos. También se requiere de innovar los ensayos biológicos para poder discriminar las sensaciones táctiles en los animales de laboratorio.

Los hallazgos científicos incluidos en este capítulo ofrecen un enfoque prometedor para desenredar el complejo mecanismo del tacto, lo cual es un paso esencial para entender las rutas neurales y los mecanismos finos de transducción de señales que comprenden el desarrollo de este enigmático sentido.

Bibliografía

Abraira, V.E and Ginty, D.D. 2013. The Sensory Neurons of Touch. *Neuron*, 79 (4): 618 – 639.

Acevedo GJC. 2008. Fisiología del dolor. Parte 1.”Los receptores del dolor”. *Dolor*. 3:10-19

Akiyama, T., Iodi Carstens, M. & Carstens, E. 2011. Transmitters and Pathways Mediating Inhibition of Spinal Itch-Signaling Neurons by Scratching and Other Counterstimuli. *PLoS ONE*, 6, e22665.

Alcock, J., 2005. *Animal behavior, an evolutionary approach*. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.

Alenmyr, L., Högestätt, E. D., Zygmunt, P. M. & Greiff, L. 2009. TRPV1-mediated itch in seasonal allergic rhinitis. *Allergy*, 64, 807-810.

Alloui, A., Zimmermann, K., Mamet, J., Duprat, F., Noël, J., Chemin, J., Guy, N., Blondeau, N., Voilley, N., Rubat-Coudert, C., Borsotto, M., Romey, G., Heurteaux, C., Reeh, P., Eschalier, A. & Lazdunski, M. 2006. TREK-1, a K(+) channel involved in polymodal pain perception. *The EMBO Journal*, 25, 2368-2376.

Andersson, D. A., Gentry, C., Moss, S. & Bevan, S. 2008. “Transient Receptor Potential A1 Is a Sensory Receptor for Multiple Products of Oxidative Stress”. *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, 28, 2485-2494.

Andoh, T., Saito, A. y Kuraishi, Y. 2009. “Leukotriene B4 Mediates Sphingosylphosphorylcholine-Induced Itch-Associated Responses in Mouse Skin”. *Journal of Investigative Dermatology*, 129, 2854-2860.

Bailey, C. y Kitchell, R. L. 1987. “Cutaneous Sensory Testing in the Dog”. *Journal of Veterinary Internal Medicine*, 1 (3), pp. 128-1352.

Banks, W. J. 1996. *Histología veterinaria aplicada*. 2a. ed. México: Manual Moderno.

Bardoni, R., Tawfik, V. L., Wang, D., François, A., Solorzano, C., Shuster, S. A., Choudhury, P., Betelli, C., Cassidy, C., Smith, K., DE Nooij, J. C., Mennicken, F., O'Donnell, D., Kieffer, B. L., Woodbury, C. J., Basbaum, A. I., Macdermott, A. B. y Scherrer, G. 2014. "Delta Opioid Receptors Presynaptically Regulate Cutaneous Mechanosensory Neuron Input to the Spinal Cord Dorsal Horn". *Neuron*, 81, pp. 1312-1327.

Bayona, F. 2012. "Desarrollo embrionario del sistema nervioso central y órganos de los sentidos: revisión". *Univ Odontol.* 31(66): 125-132.

Belmonte, C. 2010. Del frío al dolor. En Paz y Bien la Biomedicina en España. Madrid: Ávila J. Guinovart J. J. Editores.

Blake, R. W. 2005. *Efficiency and economy in animal physiology*. New York: University Press.

Blythe, L. L. y Kitchell, R. L. 1982. "Electrophysiologic studies of the thoracic limb of the horse". *American Journal of Veterinary Research.* 43, pp. 1511-1524.

Bockaert, J., Claeysen, S., Bécamel, C., Dumuis, A. y Marin, P. 2006. "Neuronal 5-HT metabotropic receptors: fine-tuning of their structure, signaling, and roles in synaptic modulation". *Cell and Tissue Research*, 326, pp. 553-572.

Bonnard, E., Poras, H., Nadal, X., Maldonado, R., Fournié-Zaluski, M. C. y Roques, B. P. 2015. "Long-lasting oral analgesic effects of N-protected aminophosphinic dual ENKephalinase inhibitors (DENKIs) in peripherally controlled pain". *Pharmacology Research & Perspectives*.

Borobia, C. 2012. *Valoración del daño corporal: Pares craneales. Médula espinal. Sistema nervioso periférico*. Barcelona: Elsevier-Masson, 632 pp.

Bradbury, J. W. y Vehrencamp, S. L. 2011. *Principles of Animal Communication*. 2a. ed. USA: Sinauer Associates.

Breed, M. y Moore, J. 2012. *Animal Behavior*. USA: Academic Press.

Brohawn, S. G., Del Mármol, J. y Mackinnon, R. 2012. "Crystal Structure of the Human K2P TRAAK, a Lipid- and Mechano-Sensitive K⁺ Ion Channel". *Science*, 335, 436-441.

Brohawn, S. G., Su, Z. y Mackinnon, R. 2014. "Mechanosensitivity is mediated directly by the lipid membrane in TRAAK and TREK1 K(+) channels". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 3614-3619.

Cardinali, D. 2007. *Neurociencia Aplicada, sus fundamentos*. México: Editorial Médica Panamericana.

Case, L. K., Pineda, J., Ramachandran, V. S. 2015. "Common coding and dynamic interactions between observed, imagined, and experienced motor and somatosensory activity". *Neuropsicología*, 79(B): 233- 245.

Cevikbas, F., Wang, X., Akiyama, T., Kempkes, C., Savinko, T., Antal, A., Kukova, G., Buhl, T., Ikoma, A., Buddenkotte, J., Soumelis, V., Feld, M., Alenius, H., Dillon, S. R., Carstens, E., Homey, B., Basbaum, A. y Steinhoff, M. 2014. "A Sensory Neuron-expressed Interleukin-31 Receptor Mediates T helper Cell-dependent Itch: Involvement of TRPV1 and TRPA1". *The Journal of allergy and clinical immunology*, 133, 448-460.e7.

Chalela-Mantilla, J. 2001. "El dolor y la piel". *Dermatología peruana*. 11 (1), enero-junio.

Chalfie, M. 2009. "Neurosensory mechanotransduction". *Natural Review Molecular Cell Biology* 10, 44-52.

Cole, J. P., Lesswing, A. L. y Cole, J. R. 1968. "An analysis of the lumbosacral dermatomes in Man". *Clinical Orthopaedics*. 61, pp. 241-247.

Connors, B. W. 2009. "Sensory transduction". En Boron, W. F. y Boupalep, E. L. *Medical Physiology*. 2a. ed. Philadelphia: Elsevier, pp. 371-407.

Conti, F. 2005. *Fisiología Médica*. México: McGraw-Hill Interamericana.

Costigan, M., Scholz, J. y Woolf, C. J. 2009. "Neuropathic Pain: A Maladaptive Response of the Nervous System to Damage". *Annual Review of Neuroscience*, 32, 1-32.

Cudeiro-Mazaira, F. J., Rivadulla-Fernández, J. C. 2002. "El tálamo: una puerta dinámica a la percepción". *Rev Neurol*. 34: 121-130.

Damasio, A. y Carvalho, G. B. 2013. "The nature of feelings: evolutionary and neurobiological origins". *Nature reviews-Neuroscience*.14: 152-443.

Davies, A., Lumsden, A. 1990. "Ontogeny of the somatosensory system: origin and early development of primary sensory Neurons". *Annu Rev Neurosci*. 13: 61-73.

Davis, M. y Constantine-Paton, M. 1981. "Hyperplasic ganglia and their innervation patterns in frogs with early dorsal root ganglion removals. Society for Neuroscience". *11th Annual Meeting*, 537 pp.

Dong, X., Han, S. K., Zylka, M. J., Simon, M. I. y Anderson, D. J. 2001. "A Diverse Family of GPCRs Expressed in Specific Subsets of Nociceptive Sensory Neurons". *Cell*, 106, 619-632.

Doucet, Y. S., Woo, S. H., Ruiz, M. E., Owens, D. M. 2013. "The touch dome defines an epidermal niche specialized for mechanosensory signaling". *Cell Rep.*, 3(6): 1759-1765.

Drake, R. L., Vogl, A. W., Mitchell, A. W. M. 2010. *Anatomía para estudiantes*. 2a. ed. Barcelona: Elsevier.

Drucker, C. R. 2006. *Fisiología médica*. 1a. ed. México: Manual Moderno.

Dyce, K. M., Sack, W. O. y Wensing, C. J. G. 2012. "Sistema nervioso". En K. M. Dyce, W. O. Sack y C. J. G. Wensing (eds.). 2012. *Anatomía veterinaria*. México: Manual Moderno. pp. 320-321.

Eccles, J. C. 1992. "Evolution of consciousness". *Proc Natl Acad Sci. USA* 89: 7320.24.

Eckert, R. D., French, K. y Burggren, W. 2002. *Fisiología animal: Mecanismos y adaptación*. 4a ed. Madrid: McGraw-Hill Interamericana.

Efendiev, R., Bavencoffe, A., Hu, H., Zhu, M. X. y Dessauer, C. W. 2013. "Scaffolding by A-Kinase Anchoring Protein Enhances Functional Coupling between Adenylyl Cyclase and TRPV1 Channel". *The Journal of Biological Chemistry*, 288, 3929-3937.

Eickhoff, S., Grefkes, C., Zilles, K., Fink, G. 2007. "The Somatotopic Organization of Cytoarchitectonic Areas on the Human Parietal Operculum". *Cerebral Cortex*. 17:1800-1811.

Eickhoff, S., Grefkes, C., Zilles, K., Fink, G. 2007. "The Somatotopic Organization of Cytoarchitectonic Areas on the Human Parietal Operculum". *Cerebral Cortex*. 17: 1800-1811.

Eijkelkamp, N., Heijnen, C. J., Willemsen, H. L. D. M., Deumens, R., Joosten, E. A. J., Kleibeuker, W., Hartog, I. J. M. D., Van Velthoven, C. T. J., Nijboer, C., Nassar, M. A., Dorn, G. W., Wood, J. N. y Kavelaars, A. 2010. "GRK2: a Novel Cell Specific Regulator of Severity and Duration of Inflammatory Pain". *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, 30, 2138-2149.

Estrada, F. E. y Uribe, A. M. C. 2002. *Atlas de Histología de Vertebrados*. México: Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias.

Eynard, A. R. et al. 2008. *Histología y Embriología del ser humano: Bases Celulares y Moleculares*. 4a. ed. Buenos Aires: Médica Panamericana.

Fanjul, M. L. 2013. *Neurobiología ecológica*. México: Siglo XXI Editores.

Feldman, D., Brecht, M. 2005. "Map Plasticity in Somatosensory Cortex". *Science*. 310: 810-815.

Fitzgerald, M. J. T., Gruener, G., Mtui, E. 2012. *Neuroanatomía Clínica y Neurociencia*. 6a. ed. Barcelona: Elsevier. 432 pp.

Fletcher, T. F. y Weber A. F. 2013. "Musculo-Skeletal Development". En: *Veterinary Developmental Anatomy (Veterinary Embryology)*, CVM6903. Lecture Notes. University of Minnesota. Disponible en: <vanat.cvm.umn.edu/vanatpdf/EmbryoLectNotes.pdf> [Consultado el 8 de octubre, 2016].

Fletcher, T. F. y Clarkson, C. E. 2010. "Nervous System". En: *Veterinary Gross Anatomy, General Anatomy & Carnivore Anatomy*, CVM6100. Lecture Notes. University of Minnesota. Disponible en: <vanat.cvm.umn.edu/vanatpdf/GrossAnatLectNotes.pdf> [Consultado el 8 de octubre, 2016].

Flores-Cruz, G., Escobar, A. 2012. "Ontogenia de los sistemas de neurotransmisión". *Rev Neurol.* 54: 41-48.

Foeller, E., Feldman, D. E. 2004. "Synaptic basis for developmental plasticity in somatosensory cortex". *Current opinion in neurobiology.* 14: 89-95.

Fox, S. 2008. *Fisiología humana.* 10a. ed. Madrid: McGraw-Hill Interamericana.

Gabor, G. L. 1998. "The evolution and modification of brain and sensory systems". *Daedalus* 127(2):197-216.

Ganong, W. F. 2010. *Fisiología Médica.* 20a ed. México: Manual Moderno.

García-Sacristán, A. 1998. *Fisiología Veterinaria.* Madrid: Interamericana.

Garrido, H. G. 2005. "La percepción táctil: consideraciones anatómicas, psico-fisiología y trastornos relacionados". *Revista de Especialidades Médico-Quirúrgicas.* 10 (1): 8-15.

Gartner y Hiatt. 2002. *Atlas de Histología.* 2a. ed. México: McGraw-Hill.

Gaveriaux-Ruff, C. A. *et al.* 2011. "Genetic ablation of delta opioid receptors in nociceptive sensory neurons increases chronic pain and abolishes opioid analgesia". *Pain,* 152, 1238-1248.

Geppetti, P., Veldhuis, Nicholas, A., Lieu, T. y Bunnett, Nigel W. 2015. "G Protein-Coupled Receptors: Dynamic Machines for Signaling Pain and Itch". *Neuron,* 88, 635-649.

González-Mariscal, G., Melo, A. I., Zavala, A., Beyer, C. 1992. "Chin-marking behavior in male and female New Zealand rabbits: onset, development, and activation by steroids". *Physiol Behav.* 52(5):889-893.

González-Mariscal, G., Melo, A. I., Zavala, A., Chirino, R., Beyer, C. 1993. "Sex steroid regulation of chin-marking behavior in male New Zealand rabbits". *Physiol Behav.,* 54(6):1035-1040.

Goodenough, J. 2007. *Perspectives on animal behavior.* USA: John Wiley and sons, Inc.

- Guan, J. S. *et al.* 2005. "Interaction with Vesicle Luminal Protachykinin Regulates Surface Expression of δ -Opioid Receptors and Opioid Analgesia". *Cell*, 122, 619-631.
- Guan, Y., Liu, Q., Tang, Z., Raja, S. N., Anderson, D. J. y Dong, X. 2010. "Mas-related G-protein-coupled receptors inhibit pathological pain in mice". *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 15933-15938.
- Gupta, A., Fujita, W., Gomes, I., Bobeck, E. y Devi, L. A. 2015. "Endothelin-converting enzyme 2 differentially regulates opioid receptor activity". *British Journal of Pharmacology*, 172, 704-719.
- Guyton y Hall. 2011. *Tratado de Fisiología Médica*. 12a. ed. Barcelona: Elsevier. 736 pp.
- Haeberle, H., Bryan, L. A., Vadakkan, T. J., Dickinson, M. E. y Lumpkin, E. A. 2008. "Swelling-Activated Ca(2+) Channels Trigger Ca(2+) Signals in Merkel Cells". *PLoS ONE*, 3, e1750.
- Halata, Z., Grim, M., Bauman, KI. 2003. "Friedrich Sigmund Merkel and his 'Merkel cell', morphology, development, and physiology: Review and new results". *The Anatomical Record*. 271A (1): 225-239.
- Hall, J. 2011. *Guyton y Hall. Fisiología Médica*. 12a. ed. Elsevier.
- Harlow, H. 1958. "The Nature of Love". *American Psychologist*. 13: 573-685.
- Heinke, B., Gingl, E. y Sandkühler, J. 2011. "Multiple Targets of μ -Opioid Receptor-Mediated Presynaptic Inhibition at Primary Afferent A δ - and C-Fibers". *The Journal of Neuroscience*, 31, 1313-1322.
- Hill, R. W., Wyse, G. A. y Anderson, M. 2006. *Fisiología animal comparada*. Barcelona: Reverte.
- Hill, R. W., Wyse, G.A. y Anderson, M. 2012. *Animal Physiology*. USA: Sinauer Associates.
- Huang, S. M., Lee, H., Chung, M.-K., Park, U., Yu, Y. Y., Bradshaw, H. B., Coulombe, P. A., Walker, J. M. y Caterina, M. J. 2008. "Overexpressed TRPV3 ion channels in skin keratinocytes modulate pain sensitivity via

prostaglandin E(2)". *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, 28, 13727-13737.

Jacobs, D. K., Nakanishi, N., Yuan, D., Camara, A., Nichols, S.A. y Hartenstein, V. 2007. "Evolution of sensory structures in basal metazoan". *Integrative and Comparative Biology* 47(5):712-723.

Kaffman, A. y Meaney, M. J. 2007. "Neurodevelopmental sequelae of post-natal maternal care in rodents: clinical and research implications of molecular insights". *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, 48, 224-244.

Kido-Nakahara, M. *et al.* 2014. "Neural peptidase endothelin-converting enzyme 1 regulates endothelin 1-induced pruritus". *The Journal of Clinical Investigation*, 124, 2683-2695.

Kirk, E. J. 1968. "The Dermatomes of the Sheep". *The Journal of Comparative Neurology*. 134, pp. 353-370.

Kirk, E. J., Kitchell, R. L. y Johnson, R. D. 1985. "Electrophysiologic studies of the cutaneous nerve supply to the pelvic limb of sheep". *The Anatomical Record*. 211, p. 98A.

Kitchell, R. L., Canton, D. D., Johnson, R. D. *et al.* 1982. "Electrophysiologic studies of cutaneous nerves of the forelimb of the cat". *The Journal of Comparative Neurology*. 210 (4), pp. 400-410.

Krupa, D. J., Wiest, M. C., Shuler, M. G., Laubach, M., Nicolelis, M. A. 2004. "Layer-specific somatosensory cortical activation during active tactile discrimination". *Science*. 304(5679):1989-1992.

Kung, C. 2005. "A possible unifying principle for mechanosensation". *Nature*, 436, 647-654.

Lavielle, R. E., Carmona, A. M., Pérez-Martínez, M. 2005. "Distribución de mastocitos en dermis de perras expuestas a dos condiciones climáticas". *Vet. Méx.*, 36 (2): 229-236.

Lechner, S. G. y Lewin, G. R. 2013. "Hairy Sensation". *Physiology*, 28: 142-150.

Lee, M. W. L., Mcphee, R. W. y Stringer M. D. 2008. "An Evidence-Based Approach to Human Dermatomes". *Clinical Anatomy*, 21, pp. 363-373.

Lefebvre, S. M., Reader, S. M. y Boire, D. 2007. "The evolution of encephalization". En: Kass, J. H. (ed.). *Evolution of nervous system: a comprehensive reference*. USA: Elsevier.

Leslie, P. Gartner, Hiatt, James L. 2002. *Atlas de Histología*, 2a. ed. México: McGraw-Hill.

Lichtneckert, R. y Reichert, H. "Origin and evolution of the first nervous system". En: Kass, J. H. (ed.). 2007. *Evolution of nervous system: a comprehensive reference*. USA: Elsevier.

Lieu, T., Jayaweera, G. y Bunnett, N. W. 2014. "GPBA: a GPCR for bile acids and an emerging therapeutic target for disorders of digestion and sensation". *British Journal of Pharmacology*, 171, 1156-1166.

Loken, L. S., Wessberg, J., Morrison, I., Mcglone, F. y Olausson, H. 2009. "Coding of pleasant touch by unmyelinated afferents in humans". *Nat Neurosci*, 12, 547-548.

Mantyh, P. W., Demaster, E., Malhotra, A., Ghilardi, Rogers, S. D., Mantyh, C. R., Liu, H., Basbaum, A. I., Vigna, Maggio, J. E. y ET, A. 1995. "Receptor endocytosis and dendrite reshaping in spinal neurons after somatosensory stimulation". *Science*, 268, 1629-1632.

Marieb, E. N. y K. Hoehn. 2010. *Human Anatomy & Physiology*. 8a. ed. San Francisco: Benjamin Cumming.

Martínez-Bravo, V. M. 2007. "Disminución del apetito en niños pequeños". *Paediatrica* 9(1): 22-26.

Martini, F. H. et al. 2005. *Anatomy & Physiology*. San Francisco: Pearson Education.

Mazzola, L., Isnard, J., Peyron, R., Mauguière, F. 2012. "Stimulation of the human cortex and the experience of pain: Wilder Penfield's observations revisited". *Brain* 135; 631-640.

Mcmillin, M., Beck, A. E., Chong, J. X. *et al.*, 2014. "Mutations in PIEZO2 Cause Gordon Syndrome, Marden-Walker Syndrome, and Distal Arthrogryposis Type 5". *American Journal of Human Genetics*, 94, 734-744.

Mcnicol, E. D., Midbari, A. y Eisenberg, E. 2013. "Opioids for neuropathic pain". *Cochrane Database of Systematic Reviews*.

Mela, M., Mancuso, A. y Burroughs, A. K. 2003. "Pruritus in cholestatic and other liver diseases". *Alimentary Pharmacology & Therapeutics*, 17, 857-870.

Moore, K., Persaud, T. 2008. *Embriología Clínica*. 8a. ed. Madrid: Elsevier.

Mukhopadhyay, I., Kulkarni, A., Aranake, S. *et al.* 2014. "Transient Receptor Potential Ankyrin 1 Receptor Activation in Vitro and In Vivo by Pro-tussive Agents: GRC 17536 as a Promising Anti-Tussive Therapeutic". *PLoS ONE*, 9, e97005.

Nakatani, M., Maksimovic, S., Baba, Y. y Lumpkin, E. A. 2015. "Mechanotransduction in epidermal Merkel cells. *Pflugers Archiv : European Journal of Physiology*, 467(1): 101-108.

Natalini, C. C. y Robinson, E. P. 2000. "Evaluation of the analgesic effects of epidurally administered morphine, alfentanil, butorphanol, tramadol, and U50488H in horses". *American Journal of Veterinary Research*. 61 (12), pp. 1579-1586.

Naukkarinen, A., Järvikallio, A., Lakkakorpi, J., Harvima, I. T., Tarvima, R. J. y Horsmanheimo, M. 1996. "Quantitative histochemical analysis of mast cells and sensory nerves in psoriatic skin". *J. Pathol.*, 180: 200-205.

Navarro, X. 2002. "Fisiología del sistema nervioso autónomo". *Rev Neurol*; 35: 553-562.

Netter, F. H. 2011. *Atlas de Anatomía Humana*. 5a. ed. Barcelona: Elsevier. España. 624 pp.

Oakley, R. H., Laporte, S. A., Holt, J. A., Barak, L. S. y Caron, M. G. 1999. "Association of β -Arrestin with G Protein-coupled Receptors during Cla-

thrin-mediated Endocytosis Dictates the Profile of Receptor Resensitization". *Journal of Biological Chemistry*, 274, 32248-32257.

Oh, M. H., Oh, S. Y., Lu, J. *et al.* 2013. "TRPA1-Dependent Pruritus in IL-13-Induced Chronic Atopic Dermatitis". *Journal of immunology*. 191. pp. 5371-5382.

Olausson, H., Lamarre, Y., Backlund, H. *et al.* 2002. "Unmyelinated tactile afferents signal touch and project to insular cortex". *Nat Neurosci*, 5, 900-904.

Orime, M., Ushiki, T., Koga, D., Ito, M. 2013. "Three-dimensional morphology of Touch Domes in human hairy skin by correlative light and scanning electron microscopy". *Journal of Investigative Dermatology*. 133: 2108-2111.

Padilla, B. E., Cottrell, G. S., Roosterman, D., Pikios, S., Muller, L., Steinhoff, M. y Bunnett, N. W. 2007. "Endothelin-converting enzyme-1 regulates endosomal sorting of calcitonin receptor-like receptor and β -arrestins". *The Journal of Cell Biology*, 179, 981-997.

Paré, M., Elde, R., Mazurkiewicz, J. E., Smith, A. M. y Rice, F. L. 2001. "The Meissner Corpuscle Revised: A Multiafferented Mechanoreceptor with Nociceptor Immunochemical Properties". *The Journal of Neuroscience*, 21, 7236-7246.

Peláez, F., Gil, C. y Sánchez, S. 2002. *Introducción a la etología. El estudio comparado del comportamiento animal*. Madrid: Biblioteca Nueva.

Penfield, W., Boldrey, E. 1937. "Somatic motor and sensory representations in the cerebral cortex of man as studied by electrical stimulation". *Brain*. 60: 389-443.

Pereira, A., Ribeiro, S., Wiest, M., Moore, L. C., Pantoja, J., Lin, S. C., Nicolelis, M. 2007. "Processing of táctiles information by the hippocampus". *PNAS*. 104 (46): 18286-18291.

Pimienta, J. J. H. 2004. "La corteza cerebral: Más allá de la corteza". *Revista Colombiana de Psiquiatría*, suplemento no. 1, vol. XXXIII,

Pradhan, A. A. A., Walwyn, W., Nozaki, C., Filliol, D., Erbs, E., Matifas, A., Evans, C. & Kieffer, B. L. 2010. "Ligand-Directed Trafficking of the δ -Opioid Receptor In Vivo: Two Paths Toward Analgesic Tolerance". *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, 30, 16459-16468.

Pujol-Marti, J., López-Schier, H. 2013. "Developmental and architectural principles of the lateral-line neural map". *Frontiers in neural circuits*. 7 (47): 1-9.

Ranade, Sanjeev, Syeda, R. y Patapoutian, A. 2015. "Mechanically Activated Ion Channels". *Neuron*, 87, 1162-1179.

Randall, E. 2008. *Fisiología Animal. Mecanismos y adaptaciones*. 4a. ed. Madrid: McGraw-Hill Interamericana.

Reddy, V. B., Iuga, A. O., Shimada, S. G., Lamotte, R. H. y Lerner, E. A. 2008. "Cowhage evoked itch is mediated by a novel cysteine protease-a ligand of protease activated receptors". *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, 28, 4331-4335.

Reed-Geaghan, E., Maricich, S. 2011. "Peripheral Somatosensation: A Touch of Genetics". *Curr Opin Genet Dev*. 21(3): 240-248.

Requena-Carrión, J., Wilby, M. R., Rodríguez-González, A. B., Vinagre-Díaz, J. J. 2014. "An activity-dependent hierarchical clustering method for sensory organization". *Biological cybernetics*. 108: 49-60.

Robles Muñoz, N., Travieso García, D., Alvar Rodríguez, M. P. 2014. "Percepción somatosensorial". En: *Neurociencia cognitiva*. México: Médica Panamericana. pp. 315-330.

Romo, R., Lafuente, V. 2012. "Conversion of sensory signals into perceptual decisions". *Progress in neurobiology*. 103: 41-75.

Roosterman, D., Cottrell, G. S., Padilla, B. E., Muller, L., Eckman, C. B., Bunnnett, N. W. y Steinhoff, M. 2007. "Endothelin-converting enzyme 1 degrades neuropeptides in endosomes to control receptor recycling". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 11838-11843.

Ross, M. H. y Pawlina, W. 2012. *Histología: Texto y Atlas color con Biología Celular y Molecular*. Buenos Aires: Médica Panamericana.

Ruzicka, T. 1986. "Arachidonic acid metabolism by polymorphonuclear leukocytes in psoriasis". *British Journal of Dermatology*, 115, 517-518.

Sadler, T. 2012. *Lagman Embriología médica*. 12a. ed. Lippincott Williams y Wilkins.

Saladin, K. S. 2012. *Anatomía y Fisiología*. México: McGraw-Hill.

Saunders Mortin, L. I. y Stein, P. S. G. 1990. "Cutaneous dermatomes for initiation of three forms of the scratch reflex in the spinal turtle". *The Journal of Comparative Neurology*. 295, pp. 515-529.

Saxod, R. 1996. "Ontogeny of the cutaneous sensory organs". *Microscopy research and technique*. 34(4): 313-333.

Scherrer, G., Imamachi, N., Cao, Y.-Q., Contet, C., Mennicken, F., O'Donnell, D., Kieffer, B. L. y Basbaum, A. I. 2009. "Dissociation of the Opioid Receptor Mechanisms that Control Mechanical and Heat Pain". *Cell*, 137, 1148-1159.

Schiffman, H. R. 2004. *Sensación y percepción. Un enfoque integrador*. México: El Manual Moderno.

Schmidlin, F., Roosterman, D. y Bunnett, N. W. 2003. "The third intracellular loop and carboxyl tail of neurokinin 1 and 3 receptors determine interactions with beta-arrestins". *American Journal of Physiology-Cell Physiology*, 285, C945-C958.

Scotty, S. A. 1982. "The development of the segmental pattern of skin sensory innervation in embryonic chick hind limb". *Journal of Physiology*. 330, pp. 203-220.

Seal, R. P., Wang, X., Guan, Y., Raja, S. N., Woodbury, C. J., Basbaum, A. I. y Edwards, R. H. 2009. "Unmyelinated Low Threshold Mechanoreceptors are Required for Injury-induced Mechanical Hypersensitivity". *Nature*, 462, 651-655.

Seike, M., Takata, T., Ikeda, M., Kodama, H., Terui, T. y Ohtsu, H. 2005. "Histamine helps development of eczematous lesions in experimental contact dermatitis in mice". *Archives of Dermatological Research*, 297, 68-74.

Senell. 2006. *Neuroanatomía clínica*. 6a. ed. Madrid: Médica Panamericana.

Serra, C. J. 2006. *Tratado de dolor neuropático*. Buenos Aires: Médica Panamericana.

Sharp, N. H. J. y Wheler, S. J. 2006. "Anatomía funcional". En: N. H. J. Sharp y S. J. Wheler (eds.). *Trastornos vertebrales de pequeños animales, diagnóstico y cirugía*. Madrid: Elsevier. pp. 1-2.

Sherwood, L. 2011. *Fisiología Humana. De las células a los sistemas*. 7a. ed. México: CENGAGE Learning.

Shipp, S. 2003. "The functional logic of cortico-pulvinar connections". *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 358, 1605-1624.

Smith, E. S. J. y Lewin, G. R. 2009. "Nociceptors: a phylogenetic view". *Journal of Comparative Physiology. A, Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 195, 1089-1106.

Ständer, S., Steinhoff, M., Schmelz, M., Weisshaar, E., Metzger, D., Luger, T. 2003. "Neurophysiology of Pruritus: Cutaneous Elicitation of Itch". *Arch Dermatol.*, 139(11):1463-1470.

Ständer, S., Moormann, C., Schumacher, M. *et al.* 2004. "Expression of vanilloid receptor subtype 1 in cutaneous sensory nerve fibers, mast cells, and epithelial cells of appendage structures". *Experimental Dermatology*, 13, 129-139.

Steinhoff, M., Vergnolle, N., Young, S. H. *et al.* 2000. "Agonists of proteinase-activated receptor 2 induce inflammation by a neurogenic mechanism". *Nat Med*, 6, 151-158.

Sun, S. & Dong, X. 2016. "TRP channels and itch". *Seminars in Immunopathology*, 38, 293-307.

Takahashi, Y., Chiba, T., Kurokawa, M. *et al.* 2003. "Dermatomes and the central organization of dermatomes and body surface regions in the spinal

cord dorsal horn in rats". *The Journal of Comparative Neurology*. 462 (1), pp. 29-41.

Toda, T., Homma, D., Tokuoka, H., Hayakawa, I., Sugimoto, Y., Ichinose, H., Kawasaki, H. 2013. "Birth Regulates the Initiation of Sensory Map Formation through Serotonin Signaling". *Developmental Cell*. 27: 32-46.

Torner, C. y Aguilar-Roblero, R. 1992. "Propuesta de un aparato mental basado sobre las funciones mentales". *Acta Psiquiátrica Psicológica de América Latina* 38(3): 229-236.

Torsney, C. 2011. "Inflammatory Pain Unmasks Heterosynaptic Facilitation in Lamina I Neurokinin 1 Receptor-Expressing Neurons in Rat Spinal Cord". *The Journal of Neuroscience*, 31, 5158-5168.

Tortora, N. P. 2006. *Principios de anatomía y fisiología*. México: Harla.

Varadi, D. P. 1974. "Pruritus induced by crude bile and purified bile acids: Experimental production of pruritus in human skin". *Archives of Dermatology*, 109, pp. 678-681.

Vicente-Fatela, L., Acedo, M. S. 2004. "Trastornos de la reactividad al dolor". *Rev. Soc. Esp. Dolor* 11: 31-37.

Vivanco, J. M., Cosio, E., Loyola-Vargas, V. M., Flores, H. E. 2005. "Mecanismos químicos de defensa en las plantas". *Investigación y Ciencia*, febrero. pp: 68-75.

Wang, F., Julien, D., Sagasti, A. 2013. "Journey to the skin. Somatosensory peripheral axon guidance and morphogenesis". *Cell Adhesion Migration*. 7(4): 388-394.

Wende, H., Lechner, S. G., y Birchmeier, C. 2012. "The transcription factor c-Maf in sensory neuron development". *Transcription*, 3(6): 285-289.

Wendt, H. 1976. *La vida sexual de los animales*. Barcelona: Noguer.

Whalen, L. R. y Kitchell, R. L. 1983. "Electrophysiologic studies of the cutaneous nerves of the head of the dog". *American Journal of Veterinary Research*. 44, pp. 615-627.

Willemsen, M. A., Lodewijk, I., Steijlen P. M., Rotteveel, J. J., Van Domburg, M. F., Mayatepek, E., Gabreëls, F. J. M. y Wanders, R. J. A. 2001. *Clinical, biochemical and molecular genetic characteristics of 19 patients with the Sjögren-Larsson syndrome*.

Williams, J. T., Christie, M. J. y Manzoni, O. 2001. "Cellular and Synaptic Adaptations Mediating Opioid Dependence". *Physiological Reviews*, 81, 299-343.

Wilson, S. R., Nelson, A. M., Batia, L., Morita, T., Estandian, D., Owens, D. M., Lumpkin, E. A. y Bautista, D. M. 2013. "The Ion Channel TRPA1 Is Required for Chronic Itch". *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, 33, 9283-9294.

Woo, S.-H., Lumpkin, E. A. y Patapoutian, A. 2015. "Merkel cells and neurons keep in touch". *Trends in cell biology*, 25, 74-81.

Woo, S. H., Ranade, S., Weyer, A. D., Dubin, A. E., Baba, Y., Qiu, Z., Petrus, M., Miyamoto, T., Reddy, K., Lumpkin, E. A., Stucky, C. L. y Patapoutian, A. 2014. "Piezo 2 is required for Merkel-cell mechanotransduction". *Nature*, 509, 622-626.

Xiao, Y., Williams, J. S. y Brownell, I. 2014. "Merkel cells and touch domes: More than mechanosensory functions?". *Experimental Dermatology*, 23(10), 692-695.

Yamamoto, S. y Yamauchi, T. 1960. "Organization of tactile dermatomes in bullfrog". *Experimental Medicine*. 73, pp. 96-101.

Zhao, Q., Wu, K., Geng, J., Chi, S., Wang, Y., Zhi, P., Zhang, M. y Xiao, B. 2016. "Ion Permeation and Mechanotransduction Mechanisms of Mechanosensitive Piezo Channels". *Neuron*, 89, pp. 1248-1263.

Zimmerman, A., Bai, L. y Ginty, D. 2014. "The gentle touch receptors of mammalian skin". *Science*, 346 (6212), 950-954.

Glosario

Aferentes. Que van hacia el Sistema Nervioso Central.

Agenesia. La agenesia del cuerpo calloso es la falta de formación embrionaria de la región cerebral llamada cuerpo calloso, situada en el encéfalo.

Agonista. Es una sustancia, natural o sintética, capaz de unirse a un receptor celular induciendo una función semejante a la provocada por su ligando fisiológico.

Anastomosar. Es cuando dos arterias se unen en algún punto vascular del cuerpo.

Antagonistas. Es una sustancia, natural o sintética, que se une a los receptores celulares, bloqueándolos contra la acción de los agonistas.

Antihistamínico. Que contrarresta los efectos de la histamina.

Arborización axonal. Ramificación terminal de las fibras nerviosas.

Arco reflejo. Respuesta a algunos estímulos que se realiza gracias a los circuitos de las neuronas de la médula espinal.

Atópica. La dermatitis atópica es una enfermedad crónica de la piel, que afecta a las superficies flexoras de codos y rodillas.

Axón. Extensión tubular de una neurona que conduce potenciales de acción que se alejan del soma.

Calcitonina. Es una hormona peptídica compuesta por 32 aminoácidos que regula el metabolismo del calcio y del fósforo.

Células gliales. Células del tejido nervioso que actúan en funciones auxiliares complementando a las neuronas. En conjunto forman la glía o neuroglía.

Citoarquitectura. Arreglo espacial de las células conformando un tejido.

Circuitos neuronales-circuitos neurales-circuitos corticales. Cadenas de neuronas por las que transitan señales específicas.

Clatrina. Es una proteína que forma el recubrimiento de microorganelos formados de membranas celulares donde se sitúan receptores de lipoproteínas.

Coevolución. Evolución interdependiente de dos o más especies que poseen una relación ecológica. Interacción evolutiva entre especies que poseen algún grado de interdependencia como en el caso de un parásito y su huésped.

Cortico-cortical. Circuito de neuronas de la corteza cerebral que llegan a neuronas de otra región de la corteza-

Cortico-talámico. Circuito de neuronas de la corteza cerebral que llegan a neuronas del tálamo.

Cuerpo celular o soma. Porción de la neurona que aloja al núcleo y a otros organelos.

Decusación. Paso de las vías ascendentes al lado contrario del sistema nervioso, las del lado izquierdo se decusan cuando pasan al lado derecho y viceversa.

Demencia. Trastorno mental caracterizado por la pérdida de la memoria, como tiene diferentes causas y presentaciones se le considera un síndrome.

Dendritas. Proyecciones del cuerpo de la neurona que conducen potenciales de acción hacia ésta.

Dermis. Capa histológica de la piel que se ubica debajo de la epidermis.

Dermatitis. Inflamación de la piel.

División aferente. Porción del sistema nervioso que lleva potenciales de acción de la periferia hacia el Sistema Nervioso Central.

Eferentes. Que van del Sistema Nervioso Central hacia los órganos blanco (músculos y glándulas).

Electrotónico. Respuesta eléctrica de las neuronas sin alcanzar el potencial de acción. Esta es la respuesta más abundante en la naturaleza, pues es como procesan señales los sistemas nerviosos de la mayoría de los artrópodos.

Embriogénesis. Desarrollo de un embrión.

Endocitosis. Es un proceso durante el cual la célula introduce moléculas a su citoplasma, englobándolas en una invaginación de la membrana citoplasmática.

Endosomas. Es la vesícula formada mediante el proceso de endocitosis que se une a los organelos formados por una sola membrana de clatrina.

Epidermis. Capa más exterior de la piel de los vertebrados e invertebrados que se localiza sobre la dermis y está conformada por varias capas o estratos celulares.

Epicrítico. De fino discernimiento, permite reconocer objetos mediante sólo tocarlos.

Epigénesis. Proceso por el cual un organismo incrementa su complejidad durante el desarrollo debido a la interacción entre el programa genético del núcleo, el citoplasma del huevo en desarrollo y el ambiente.

Epigenética. Describe los cambios heredables en la expresión genética que no se deben a errores (mutaciones) en la secuencia del ADN. Algunos procesos epigenéticos son las modificaciones químicas en el ADN como la metilación, cambios en las proteínas asociadas (histonas) o en el ARN.

Estereognoscia. Reconocimiento de objetos mediante el tacto.

Estímulo. Cambio físico o químico en el ambiente que es detectado por un receptor sensorial. Cualquier objeto o evento que estimule a un receptor sensorial; por ejemplo, la luz es el estímulo de los fotorreceptores de la retina, y el azúcar el estímulo de los receptores gustativos de la lengua.

Exteroceptores. Receptores sensoriales que sienten objetos o eventos fuera del sujeto.

Fibras sensitivas somáticas generales exteroceptivas. Informan sobre el medio exterior; todo tipo de sensaciones referidas al tacto, la vista, el olfato, el gusto y el oído.

Fibras sensitivas somáticas generales propioceptivas. Transmiten los impulsos generados en los propioceptores al Sistema Nervioso Central por medio de los nervios espinales o craneales.

Filogenia. La historia evolutiva de un grupo o linaje.

Filogenético. Referente a las relaciones evolutivas dentro y entre grupos.

Formación reticular. Red de neuronas interconectadas que corren a través del tallo cerebral y que integra todas las entradas sinápticas al cerebro. Estructura neurológica del tallo cerebral que va desde la parte rostral de la protuberancia anular hasta la parte caudal del diencefalo y se encarga de los ciclos circadianos de sueño/vigilia.

Genoma. Constitución genética total de un organismo.

Homeostasis. El mantenimiento por un organismo de un ambiente interno constante. Cualquier desviación de este balance produce una actividad refleja en los sistemas nervioso y hormonal tendiente a negar este efecto.

Homúnculo. Representación que ilustra la densidad de receptores sensoriales sobre la corteza somatosensorial primaria.

HTMR. High Threshold M Receptors.

Información. Según la teoría de la comunicación propuesta por Claude Shannon en 1948, significa “incertidumbre”, aunque es común que el público tome este término como su contrario. Esta teoría es muy usada en los modelos de comunicación animal.

Interneuronas. Neuronas que relevan las señales de un sitio a otro, aparentemente sin modificarlas.

Interoceptores. Receptores sensoriales que sienten objetos o eventos dentro del sujeto, por ejemplo, los receptores que sienten la concentración de glucosa en la sangre.

Internocepción. Sensaciones que provienen de los órganos internos del cuerpo, como las vísceras, y que nos dan información acerca de las mismas, por ejemplo el dolor.

Mapear. Localizar y representar gráficamente la distribución relativa de las partes de un todo, por ejemplo, los genes en un cromosoma.

Mecanorreceptores. Terminación nerviosa sensitiva que responde a estímulos mecánicos como el tacto, la presión, las contracciones musculares o el sonido.

Microscopio confocal. Es un instrumento que permite realizar cortes ópticos finos a muestras de tejidos y obtener imágenes por reconstrucciones tridimensionales de células y tejidos a partir de cortes seriados.

Motoneuronas. Neuronas que van a mandar señales para la contracción de los músculos.

Neuropático. El dolor neuropático es un trastorno neurológico en el que las personas experimentan dolor crónico intenso debido a un nervio dañado.

Nocirreceptores (nociceptor). Son terminaciones nerviosas libres que captan el dolor. Receptor que siente o emite señales cuando hay daño en los tejidos del cuerpo.

Ontogenia. El curso del crecimiento y desarrollo de un individuo hasta la madurez.

Opioides. Es cualquier sustancia capaz de unirse a receptores opioides situados principalmente en el Sistema Nervioso Central y en el tracto gastrointestinal.

Post-rolándica. Posterior a la cisura de Rolando.

Potencial de acción. Respuesta eléctrica de las células de los “tejidos excitables”, que son las neuronas y células musculares de los mamíferos. Es una respuesta con cambio del potencial eléctrico de toda la célula, se debe a la entrada masiva de iones de sodio y posteriormente de potasio. Se le con-

sidera una señal que viaja por los circuitos neuronales que de alguna manera informa de lo que representa.

Pre-rolándica. Anterior a la cisura de Rolando.

Propioceptores. Receptores sensoriales que sienten el estiramiento de los músculos, sirven para que el sujeto conozca la posición de su cuerpo.

Proteoma. La serie completa de proteínas expresadas en un organismo; su estructura, función, patrones de expresión e interacciones. La investigación del proteoma es llamada proteómica y utiliza un rango amplio de técnicas.

Protopático. De pobre discernimiento, no permite reconocer objetos mediante el tacto, sólo brinda sensaciones generales difusas.

Psicones. John Eccles propuso que en la corteza cerebral debe radicar la *psique*, y la organización columnar de las células de la corteza le hicieron pensar que cada columna de la corteza cerebral podría ser una unidad psíquica o psicón.

Psoriasis. Es una enfermedad de la piel que causa descamación e inflamación.

Pulvinar. Es el más posterior de los núcleos del tálamo.

Receptores. Elementos que reciben. En biología, los receptores pueden tener dos niveles: a nivel microscópico (celular) los receptores son proteínas en la superficie de las células y reciben señales químicas como sería el caso de los neurotransmisores. A nivel macroscópico (tejido-individuo) los receptores son células especializadas en emitir una respuesta eléctrica cuando reciben un estímulo, y para evitar confusiones conviene manejarlos con nombre y apellido: receptores sensoriales.

Representación mental-eventos mentales. Lo que deriva del procesamiento de señales en los circuitos nerviosos cerebrales (tálamo-corticales y cortico-corticales).

Sensorial. Perteneciente a un órgano de los sentidos o a una sensación.

Señales-señales nerviosas-impulsos eléctricos. Son los potenciales de acción que viajan de una neurona a la siguiente. Se les consideran señales que

viajan por los circuitos neuronales y de alguna manera informan de lo que representan.

Sinapsis. Relación funcional de contacto entre las terminaciones de las células nerviosas.

Somatosensorial. De la sensibilidad corpórea (soma-cuerpo).

Somatotópica. Relación topográfica existente entre la superficie corporal y su representación en las diferentes zonas del SNC que reciben información somatosensorial. Que tiene una disposición en el espacio que refleja a otra; en el tacto se dice de la distribución de las señales sobre la corteza que representan la distribución espacial de los estímulos.

Surco hipotalámico de Monroe. Es un surco en la pared lateral del tercer ventrículo y forma parte de la parte inferior de la cara medial del tálamo.

Sustancias vasoactivas. Moléculas que tienen la capacidad de aumentar o disminuir el diámetro de los vasos sanguíneos.

Tacto. Sentido compuesto de varias modalidades sensitivas como la temperatura, la vibración, la presión, entre otras. Siente lo que tiene contacto con la piel del individuo.

Tálamo. Es la región más grande del diencefalo, dos masas esféricas de tejido gris, situadas dentro de la zona media del cerebro, entre los dos hemisferios cerebrales.

Transición evolutiva. Los cambios principales en la manera en que la información se almacena, se transmite y se traduce a lo largo de la historia evolutiva de la vida y que ha conducido a una creciente complejidad. Los autores que proponen este concepto establecen ocho cambios, desde el origen de la vida a la aparición del lenguaje.

Tectum. Corteza primitiva.

Termorreceptor. Terminación nerviosa de la piel sensible al calor y a los cambios de temperatura corporal.

Transducción. La transformación de un estímulo en señales eléctricas.

Trilobite. Una clase de artrópodos marinos extintos muy abundantes durante el Paleozoico. Tenían un cuerpo aplanado dividido en tres lóbulos con cabeza, tórax y cola. En la cabeza presentaban ojos compuestos, antenas y cuatro pares de apéndices usados para la alimentación.

Vesícula endositósica. Plegamiento de la membrana celular que contiene los elementos que la célula introduce a su citoplasma.

Vías ascendentes. Vías nerviosas que llevan señales sensoriales a los centros nerviosos superiores (tálamo y corteza cerebral).

Vías descendentes. Vías nerviosas que llevan señales motoras provenientes de los centros nerviosos superiores a las motoneuronas de la médula espinal.

Vibrisas. Especializaciones táctiles de muchos mamíferos. Son los bigotes de los perros y gatos, pero también de los roedores y otras especies.

Biología de los sistemas sensoriales: el tacto, se terminó de imprimir en noviembre de 2018 en los talleres de Tinta Negra Editores, ubicados en Av. Del Taller No. 96, Int. 28, Col. Tránsito, C.P. 06820,

Deleg. Cuauhtémoc, CDMX. Tels. 552497 7780 y 5693 5409
treditores@yahoo.com.mx

Se emplearon los tipos Minion Pro, en diferentes puntos.

Diseño y formación: H. R. Astorga

